Revue suisse Zool.	Tome 91	Fasc. 2	p. 399-442	Genève, juin 1984

Étude odontologique des représentants actuels du groupe *Tadarida* (Chiroptera, Molossidae). Implications phylogéniques, systématiques et zoogéographiques

par

Serge LEGENDRE *

Avec 18 figures et 1 planche

ABSTRACT

Odontological study of the living representatives of the Tadarida **group (Chiroptera, Molossidae). Phylogenetical, systematic, and zoogeographical implications.** — The study of the dental morphology of the recent bats of the *Tadarida* group leads to distinguish four genera: *Rhizomops* nov. gen., *Nyctinomops*, *Tadarida* (including the sub-genera *Chaerephon* and *Mops*), and *Mormopterus* (including the sub-genera *Platymops*, *Sauromys*, and *Micronomus*, revalidated in this work). These genera are gathered together with *Otomops* within the Tadaridinae nov. subfam. as opposed to the Molossinae nov. subfam. and the Cheiromelinae nov. subfam. The systematic clarification, provided by an odontological approach of paleontological tradition, leads to consider the phylogenetical relationships between these taxonomical types. It also allows to reconstitute the zoogeographical history of the Molossidae, which are scattered in the warm areas of both Old and New World.

SOMMAIRE

Abstract 399
1. Introduction 400
2. Historique 402
   A. Emploi du nom de *Tadarida* 402
   B. Systématique 403

* Institut des Sciences de l'Evolution, L. A. 327 du C. N. R. S., Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place Eugène Bataillon, F-34060 Montpellier, France.

3. Matériel et terminologie 404
4. Etude morphologique et systématique 407
A. *Mormopterus* 407
a. Anatomie dentaire 407
b. Systématique 410
B. *Tadarida* 412
a. Anatomie dentaire 412
b. Systématique 414
C. *Chaerephon* 415
a. Anatomie dentaire 416
b. Systématique 417
D. *Mops* 418
a. Anatomie dentaire 418
b. Systématique 420
5. Phylogénie 421
A. Niveau générique 421
B. Implications familiales 423
6. Récapitulation de la systématique 425
7. Biogéographie 429
8. Conclusions 434
9. Remerciements 436
10. Résumé 437
11. Annexe 437
12. Littérature 440

1. INTRODUCTION

Lors d'études récentes de molossidés fossiles (Legendre 1982; Legendre et Sigé sous presse), des recherches bibliographiques, ainsi que des essais de comparaisons avec quelques spécimens actuels, m'ont fait prendre conscience d'une certaine confusion de la systématique du groupe des *Tadarida*, qui rassemble un grand nombre d'espèces actuelles réparties dans le monde entier. Cette constatation, rejoignant celle exprimée par divers auteurs, est à l'origine du présent travail.

Les études paléontologiques chez les chiroptères, comme chez les autres mammifères, se basent essentiellement sur les dents. En effet, le matériel récolté dans les gisements est constitué le plus souvent d'éléments dentaires isolés. Parfois, des fragments de mandibules ou de maxillaires portent des rangées dentaires plus ou moins complètes. Il est exceptionnel de trouver des individus conservés dans leur entier, tels, par exemple, *Icaronycteris index* du Wyoming (Jepsen 1966) ou ceux de Messel (Russell et Sigé 1970; Smith et Storch 1981). De ce fait, l'analyse approfondie de la morphologie des dents est poussée à son extrême par les paléomammalogistes abordant les chiroptères. Comme les chauves-souris fossiles sont souvent référables à des taxons génériques ou même spé-

cifiques actuels, il est nécessaire d'avoir des références précises et détaillées sur la denture des formes récentes.

Or une recherche, dans la littérature, d'information sur la denture et même sur l'ostéologie crânienne de ces chiroptères révèle l'indigence des données disponibles, tant sur le plan descriptif que sur le plan iconographique.

Il est remarquable que le seul travail qui puisse servir de référence sur la morphologie dentaire (encore que le degré de finesse n'atteigne pas un niveau suffisant pour une détermination du matériel paléontologique et que l'étude soit restée au niveau des genres) demeure le traité de MILLER publié en 1907!

L'origine du présent travail et la méthode choisie (étude approfondie des dents) ont leur justification dans ces constatations.

Ces remarques s'appliquent au grand genre *Tadarida*, qui est considéré par MILLER (o.c.) comme l'un des plus diversifiés parmi les chiroptères.

Le travail récent de FREEMAN (1981) sur les molossidés est venu combler quelques lacunes, en particulier dans le domaine des illustrations sur les crânes. Mais la denture n'est pas très détaillée dans les dessins et les descriptions sont quasiment inexistantes. La méthode choisie par FREEMAN, analyse multivariée, montre ses limites dans les interprétations sur le plan évolutif des résultats obtenus, ainsi que dans l'impossibilité d'intégrer les formes fossiles dans ces analyses. La nature du matériel paléontologique interdit l'obtention des mensurations utilisées dans l'approche de FREEMAN et d'autre part, les critères nécessaires pour une détermination pratique des spécimens font défaut. L'approche morphologique choisie ici, de nature essentiellement qualitative, ne présente pas ces inconvénients. Les caractères morphologiques dentaires sont interprétés à la lumière de faits observés chez les fossiles et autorisent une hypothèse évolutive, s'appliquant aussi bien sur le plan de la phylogénie que de la systématique. Ainsi, la révision du groupe des *Tadarida* n'en devenait que plus intéressante, en permettant la confrontation de deux méthodes et de deux approches distinctes, ainsi que des résultats obtenus.

L'approche choisie pour traiter le problème de la systématique du groupe *Tadarida* et son évolution, a un double but:

— le premier est de montrer chez les chiroptères actuels la valeur intrinsèque des caractères fins de morphologie dentaire dans le domaine de la systématique. L'observation et l'interprétation des structures dentaires sont facilitées par une formation de paléontologue-vertébriste. Cette étude voudrait montrer au zoologiste néontologue qu'il se prive là d'un outil important, riche d'informations;

— le second but est de mettre mieux en évidence l'existence d'un outil commun, attestant un lien organique entre deux disciplines touchant la zoologie, l'une s'occupant de mammifères fossiles et l'autre de mammifères actuels. Ce travail apporte un type de renseignements dont un paléontologue peut disposer.

Si l'on veut en effet établir des liens entre les données paléontologiques d'une part et les données biologiques des formes actuelles d'autre part, il faut que certains éléments d'approche soient communs.

Pour cela, cette étude se limite délibérément à la denture du groupe *Tadarida*, qui correspond aux genres *Tadarida*, *Chaerephon*, *Mops*, *Mormopterus* et *Nyctinomops* tels que FREEMAN (o.c.) les a définis.

Il faut espérer que ce travail contribuera, avec d'autres recherches similaires, à démontrer les possibilités d'une semblable approche, et qu'il incitera les chiroptérologues à considérer la denture avec une attention plus précise. Cette démarche s'est déjà révélée fructueuse dans l'étude des rongeurs.

Une remarque préliminaire est nécessaire avant d'aborder l'étude proprement dite. La démarche suivie dans ce travail ne prétend pas être objective dans le sens d'une recherche absolue de « neutralité » de l'observation et de l'interprétation. Il s'agit en effet d'un « choix raisonné » des caractères et du poids qui leur est accordé dans les interprétations. Une constatation est faite au départ: une sélection aussi judicieuse que possible des caractères, et leur évaluation, permet l'économie de l'observation de la quantification et de l'emploi pesant d'un grand nombre de faits. Ce choix est induit par l'habitude et l'expérience des observations confrontées aux résultats. L'interprétation des caractères observés (dans le cadre de ce travail: ceux de la morphologie dentaire) en termes de phylogénie est guidée par la prise en compte de données paléontologiques, qui permettent d'inférer les directions de l'évolution. Ainsi, les conclusions au plan de la systématique, tirées de ces observations, découlent d'une appréciation de la phylogénie: cette démarche suit les propositions de SIMPSON (1961) sur la classification naturelle.

Les niveaux taxonomiques ne sont pas déterminés sur un lien de parenté lui-même établi d'après le nombre de dichotomies qui séparent deux espèces. Ils ne sont pas non plus liés à une distance « mathématique », arbitrairement fixée sur un phénogramme, qui rend compte d'une façon descriptive (et mécaniste) des ressemblances (ou dissemblances) morphologiques, sans rapport convaincant avec une base évolutive. Ces niveaux taxonomiques sont déterminés ici par le degré de divergence constaté sur les caractères choisis et par les liens phylétiques qui en sont déduits.

2. HISTORIQUE

A. EMPLOI DU NOM DE *Tadarida*

L'emploi du nom « *Tadarida* » remonte à 1814, lorsque RAFINESQUE crée ce genre pour l'espèce *teniotis*. Le nom *Tadarida*, d'après AELLEN (1966), viendrait du terme vernaculaire « taddarida » sous lequel est désignée la chauve-souris en général en Sicile. Peu de temps après RAFINESQUE et sans tenir compte de cet auteur, E. GEOFFROY propose en 1818 le genre *Nyctinomus* sur l'espèce congénérique *aegyptiacus*. Le nom *Nyctinomus* restera longtemps employé, alors que *Tadarida* sera par contre relativement oublié. DOBSON (1878) et MILLER (1907) emploient uniquement *Nyctinomus* qui comprend entre autres les deux espèces *teniotis* (= *cestoni*) et *aegyptiacus*. DE BLAINVILLE (1837) et GRAY (1866) (cités par LYON 1914) utilisent *Tadarida*. GERVAIS (1856: 60, note 2) indique que *Tadarida*, qui concerne la seule espèce *teniotis*, est caractérisé par la présence de 3 incisives inférieures, et parallèlement il décrit *Nyctinomus brasiliensis* (qui possède également 3 incisives inférieures).

L'usage de *Tadarida* se généralise seulement après que LYON, en 1914, eut établi l'antériorité de celui-ci sur *Nyctinomus*. Par la suite, certains auteurs continuent d'ignorer *Tadarida*, ainsi REVILLIOD (1920) et TATE (1952). ALLEN (1939) conserve les deux noms, réservant *Tadarida* pour les espèces américaines et *Nyctinomus* pour les espèces de l'Ancien Monde, ceci malgré la distribution dans l'Ancien Monde des espèces-types de chacun des deux genres. ENGESSER (1972), sans ignorer *Tadarida* (puisqu'il attribue à ce genre un spécimen fossile), conserve pour deux espèces du Miocène d'Europe le nom générique *Nyctinomus*, alléguant comme seule raison l'absence de révision du genre.

L'utilisation de *Tadarida* est cependant la règle admise et suivie, depuis 1914, par la plupart des auteurs qui ont abordé ce groupe.

B. Systématique

Les fluctuations de la systématique supra-spécifique au sein du groupe *Tadarida* ont été nombreuses.

Lesson (1842) crée le genre *Mops* pour l'espèce *M. indicus* (= *T. mops*); Peters (1865) établit le sous-genre *Mormopterus* pour l'espèce *jugularis*; Dobson (1874) est l'auteur du sous-genre *Chaerephon* pour l'espèce *johorensis*.

Miller (o.c.) élève au niveau de genre *Chaerephon* et *Mormopterus* et place *Mops* en synonymie avec *Nyctinomus* (= *Tadarida*). Pour Allen (o.c.), toutes ces unités (*Mops*, *Mormopterus* et *Chaerephon*) sont traitées comme des genres, au côté de *Tadarida* et *Nyctinomus*. Simpson (1945) inclut dans le genre *Tadarida*: *Mops*, *Mormopterus* et *Chaerephon*, ainsi que les genres *Platymops* Thomas 1906 et *Otomops* Thomas 1913.

Les auteurs s'accordent par la suite pour considérer sous la rubrique *Tadarida* les sous-genres *Mops*, *Mormopterus* et *Chaerephon*, conservant un statut distinct à *Platymops* et *Otomops* (par exemple: Ellerman et Morrison-Scott 1951; Ellerman, Morrison-Scott et Hayman 1953; Hill 1961; Rosevear 1965; Walker 1968; Hayman et Hill 1971; Kingdon 1974).

Koopman (1975) réunit le taxon monospécifique *Xiphonycteris* Dollman 1911, comme sous-genre, à *Tadarida* et regroupe sous ce nom des espèces de petite taille jusqu'alors attribuées à *Mops*.

Freeman (o.c.) a revu le genre *Tadarida* à la suite d'une analyse multivariée de la famille des Molossidae. Cet auteur a utilisé de nombreuses mesures morphométriques, quelques caractères qualitatifs, et des rapports, donnant en tout 76 caractères en majorité non dentaires. A la suite d'analyses statistiques (analyse en composante principale, analyses de distance et de corrélation), elle élève au niveau générique *Mops*, *Mormopterus* et *Chaerephon*. Sous la rubrique *Mormopterus*, elle réunit, comme sous-genres, *Platymops* et *Sauromys*. *Sauromys*, pour son auteur Roberts (1917), est un sous-genre de *Platymops*. Mais depuis l'étude de Peterson (1965), ce taxon est admis comme un genre valide. Freeman, par ailleurs, rétablit le genre *Nyctinomops*, dans lequel son créateur Miller (1902) regroupe les espèces américaines de *Tadarida* (sauf *T. brasiliensis*), le plaçant par la suite dans la synonymie de *Nyctinomus* (= *Tadarida*) (Miller 1907). Freeman enfin ne reconnaît pas *Xiphonycteris*, qu'elle inclut comme synonyme de *Mops*. *Xiphonycteris* est par contre un sous-genre de *Tadarida* dans l'étude de El-Rayah (1981), suivant sur ce point Koopman (o.c.).

En dehors des synonymes de *Tadarida* les plus souvent employés pour *T. teniotis*, dont Aellen (1966) a donné une liste, de nombreux genres ou sous-genres ont été créés pour quelques espèces particulières et n'ont jamais ou presque été employés par les spécialistes parce que faisant double emploi avec les noms déjà existants. Il en est ainsi de:

- *Lophomops* J. A. Allen 1917 (= *Chaerephon*);
- *Allomops* J. A. Allen 1917 (= *Mops*);
- *Philippinopterus* Taylor 1934 (= *Mops*);
- *Austronomus* Troughton 1941 (= *Tadarida*);
- *Micronomus* Troughton 1943 (= *Mormopterus*).

Quant aux espèces incluses dans chacune des unités classiquement reconnues, référence est faite ici au travail de Freeman (o.c.), sauf indication contraire. Le même auteur donne également une synonymie pour les différentes espèces, sous-genres et genres,

et le lecteur est renvoyé pour ces questions à cette liste (FREEMAN 1981: Appendice B, 150-167).

3. MATÉRIEL ET TERMINOLOGIE

La présente étude a été réalisée sur des spécimens des collections de mammalogie du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris et du British Museum (Natural History) de Londres. Ont été utilisés également quelques individus d'Amérique du Sud de la « Collection Westphall » conservée dans les collections de l'Université de Montpellier II.

Les crânes préparés ont été observés sur place dans les musées, sous loupe binoculaire. Un examen de la variation morphologique intraspécifique de la denture a été réalisé [1]. Celle-ci affectait essentiellement les structures cingulaires des dents, ainsi que l'importance et les rapports de certaines crêtes. Ces caractères ont alors été éliminés de la discussion et n'ont pas servi de base à la distinction supra-spécifique des taxons. La variabilité intraspécifique des structures utilisées dans ce travail s'est avérée très faible. Lorsque la variabilité était nulle, ou faible, une empreinte des rangées dentaires était prise sur un seul individu [2]. Sinon, un individu « moyen » était moulé, ainsi que des individus représentants des morphotypes extrêmes afin de couvrir autant que possible l'étendue de la variation. L'état de fraîcheur des dents [3] intervenait aussi dans le choix.

Ces empreintes ont permis d'obtenir des moulages positifs des rangées dentaires. Ce sont ces moulages qui ont servi à l'observation approfondie des dents et à la réalisation des dessins.

La liste des spécimens qui ont servi directement à cette étude est donnée en Annexe.

La terminologie employée pour la description des dents est modifiée d'après celles de VAN VALEN (1966) et de SZALAY (1969). Elle est donnée à la figure 1. Sur les molaires supérieures, la petite crête à la base linguale du paracône dirigée vers la préprotocrête et limitant mésialement la protofosse est ici appelée le paralophe. La crête homologue sous le métacône est appelée le métalophe.

Certains termes employés pour décrire les dents sont expliqués ici:

— les prémolaires biradiculées (P/2 et P/4) sont dites transverses lorsque le plan passant par les deux racines est perpendiculaire à l'axe du la rangée dentaire (fig. 2c et d). Cette disposition est définie par opposition à celle normale des prémolaires où les racines sont disposées suivant cet axe (fig. 2a et b).

— outre les grades primitif nyctalodonte et évolué myotodonte des molaires inférieures, définis par MENU et SIGÉ (1971), le terme sub-myotodonte est ici utilisé. La structure

[1] Il faut noter qu'il n'est pas tenu compte ici de la variabilité métrique intraspécifique: la méthode, utilisant des caractères qualitatifs de morphologie, appliquée à la comparaison interspécifique, n'a pas eu à faire intervenir les dimensions des espèces considérées. C'est aussi pour ces raisons que le dimorphisme sexuel, qui concerne la taille absolue (dans le cas des canines) et les proportions (dimensions de P/2 par rapport à P/4) des dents, et non la morphologie, n'est pas envisagé ici, car il n'interfère pas sur les critères utilisés pour définir et interpréter les taxons.

[2] Les empreintes ont été prises avec du Rhodorsil* élastomère CAF* 3.

[3] L'usure des dents chez les chiroptères ne modifie pas leur morphologie. Elle reste limitée par rapport à ce que l'on peut observer chez les rongeurs brachyodontes par exemple. Les seules structures affectées sont les crêtes, qui sont légèrement émoussées sans modification de l'aspect structural de la dent. Ce n'est que pour la commodité et la faisabilité des observations que les dents fraîches ont été préférées quand un choix était possible.

Postparacrête
Mésostyle
Prémétacrête
Parastyle
Métastyle
Préparacrête
Postmétacrête
Paracône
Métacône
Paracingulum (Cingulum mésial)
Métacingulum (Cingulum distal)
Protofosse
Métalophe
Paralophe
Postprotocrête
Préprotocrête
Métaconule
Protocône
Talon
Cingulum lingual
Hypocône
labial
mésial
Distal
Lingual
a

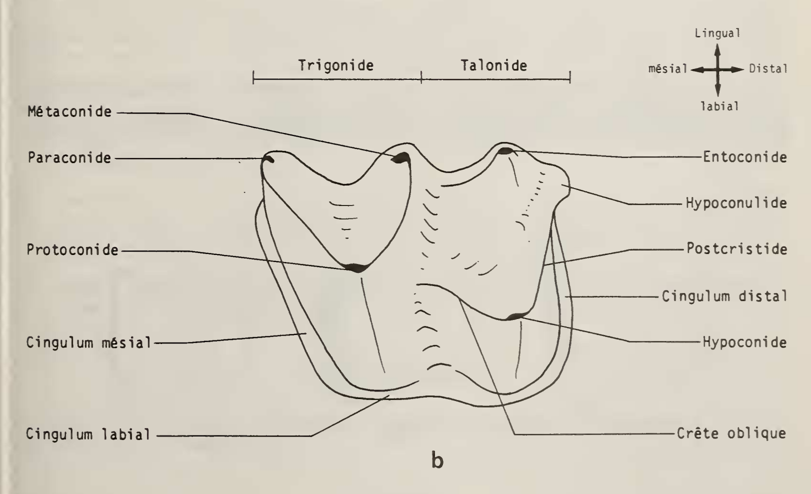


FIG. 1.

Terminologie employée dans la description des dents (d'après VAN VALEN 1966 et SZALAY 1969): a — Molaire supérieure gauche en vue occlusale; b — Molaire inférieure gauche en vue occlusale.

FIG. 2.

Canine et prémolaires inférieures (P/2 et P/4) droites en vue labiale: a — *Nyctinomops macrotis*, BMNH 20.7.14.33; b — *Tadarida teniotis*, BMNH 97.11.10.2; c — *Tadarida (Chaerephon) plicata*, BMNH 9.1.5.508; d — *Tadarida (Mops) mops*, BMNH 60.1597. Le trait fait 1 millimètre.

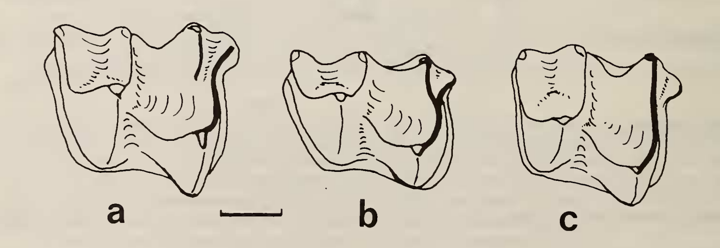


FIG. 3.

Grades évolutifs définis sur les molaires inférieures (la postcristide est figurée en trait épaissi): a — Grade nyctalodonte (primitif); b — Stade sub-myotodonte; c — Grade myotodonte (évolué).

qu'il représente (fig. 3b) paraît intermédiaire entre la nyctalodontie (fig. 3a) et la myotodontie (fig. 3c): la branche de la postcristide dirigée vers l'entoconide a une importance pratiquement égale à celle dirigée vers l'hypoconulide.

4. ÉTUDE MORPHOLOGIQUE ET SYSTÉMATIQUE

Ce chapitre est subdivisé pour faciliter l'exposé en quatre parties correspondant aux quatre « sous-genres » classiquement reconnus avant l'étude de FREEMAN (o.c.), c'est-à-dire *Mormopterus*, *Tadarida*, *Chaerephon* et *Mops*.

Dans chacune des parties, l'aspect descriptif, en terme comparatif, est d'abord envisagé; les implications systématiques, liées à une hypothèse phylogénique, sont ensuite proposées. Enfin celles-ci, établies sur la base de la morphologie dentaire, sont confrontées aux données extra-dentaires, le plus souvent tirées des différents tableaux de FREEMAN (o.c.).

A. **Mormopterus** PETERS 1865

PETERS (1881: 442) caractérise les espèces de *Mormopterus*, sous-genre de *Tadarida*, par des oreilles séparées, à membrane délicate, des lèvres peu ou pas plissées, la proportion des métacarpes (dont le V atteint à peine le tiers de longueur du III) et la présence d'une crête antéorbitaire marquée. Il considère l'absence de P2/ comme un critère variable, donc non utilisable. MILLER (1907: 254) donne par contre comme seul caractère diagnostique net l'absence de P2/.

Pour les fluctuations du statut systématique de ce taxon, le lecteur se reportera à la partie historique.

Dans son travail sur les Molossidae, FREEMAN (o.c.) intègre, à la suite d'une analyse multivariée, *Platymops* et *Sauromys* comme sous-genres de *Mormopterus* traité au rang générique. Les espèces prises en compte ici sont donc celles que cet auteur a regroupées sous la rubrique *Mormopterus*. Elles sont les suivantes:

— pour l'Afrique et Madagascar: *Tadarida (Mormopterus) acetabulosa* (HERMAN 1804); *T. (M.) jugularis* (PETERS 1865); *Platymops setiger* (PETERS 1878); *Sauromys petrophilus* (ROBERTS 1917);

— pour l'Australie, la Nouvelle-Guinée et Sumatra: *T. (M.) beccarii* (PETERS 1881); *T. (M.) doriae* (ANDERSON 1907) [4]; *T. (M.) loriae* (THOMAS 1897); *T. (M.) norfolkensis* (GRAY 1839); *T. (M.) planiceps* (PETERS 1866);

— pour l'Amérique: *T. (M.) kalinowskii* (THOMAS 1893); *T. (M.) minuta* (MILLER 1899) [4]; *T. (M.) phruda* (HANDLEY 1956) [4].

a. ANATOMIE DENTAIRE

Les cas de *Platymops* et de *Sauromys* seront abordés indépendamment, à la suite des *Mormopterus* classiques.

---

[4] La morphologie dentaire de ces espèces n'a pu être examinée. Les données prises en compte sont celles fournies par les descriptions et figurations de MILLER (1899), HANDLEY (1956), HILL (1961) et FREEMAN (1981).

Toutes les espèces de *Mormopterus* sont caractérisées par:

— des incisives supérieures hautes, convergentes, séparées par une échancrure palatine;
— des canines supérieures simples et assez faibles, sans relief important, avec une pointe cingulaire disto-linguale séparée de la base du croc;
— des M3/ peu réduites, avec un métacône et une prémétacrête normalement développée.

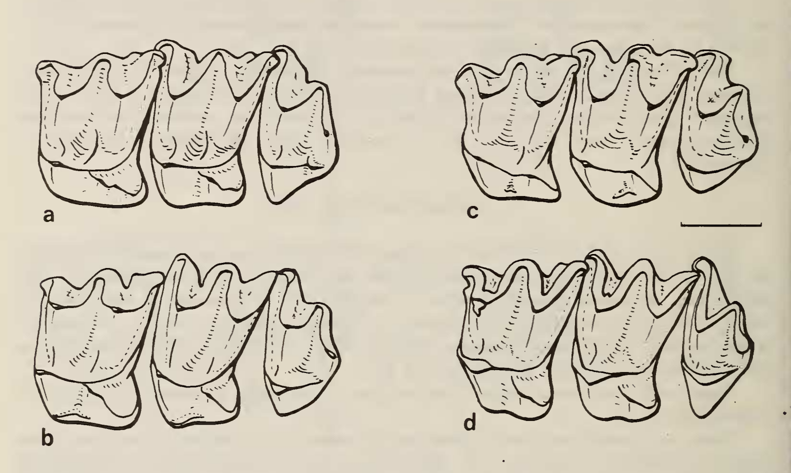


Fig. 4.

Molaires supérieures (M1/-M3/) gauches en vue occlusale: a — *Mormopterus jugularis*, BMNH 82.3.1.31; b — *Mormopterus (Micronomus) planiceps*, BMNH 63.8.14.1; c — *Mormopterus (Platymops) setiger*, BMNH 72.4470; d — *Mormopterus (Sauromys) petrophilus*, BMNH 73.522. Le trait fait 1 millimètre.

La particularité remarquable de ce groupe se trouve être la présence, sur M1/ et M2/, d'un métalophe important qui borde, avec un paralophe, une protofosse bien creusée. Un hypocône, assez haut, est lié de façon variable à la postprotocrête par sa crête antérieure. Cette postprotocrête se dirige vers le métacingulum, avec lequel elle est en continuité plus ou moins marquée. M3/ possède également un paralophe (fig. 4).

La présence de P2/ est variable. Les formes africaines et américaines ne la possèdent pas (bien qu'un exemplaire de *Mormopterus kalinowskii*, BMHN 97.10.3.31, possède à droite une P2/ en forme de spicule de même que le type de *Mormopterus phrudus*, d'après Handley 1956). Les espèces australasiennes gardent cette prémolaire, plus ou moins réduite, plus ou moins en dehors de la rangée.

Ces dernières espèces se distinguent également des espèces africaines et américaines par d'autres caractères:

— les prémolaires inférieures sont ici en position transverse, resserrées entre la canine et M/1. Ces prémolaires sont par contre allongées, avec deux racines dans l'axe

de la rangée dentaire, chez les formes africaines et américaines, *T. (M.) jugularis* présentant un type intermédiaire;

— les molaires sont myotodontes chez *T. (M.) beccarii*, nyctalodontes chez les autres espèces (mais un exemplaire de *T. (M.) loriae*, BMNH 69.333, est sub-myotodonte), alors que toutes les formes d'Afrique et d'Amérique ont ces molaires myodontes, ou sub-myotodontes.

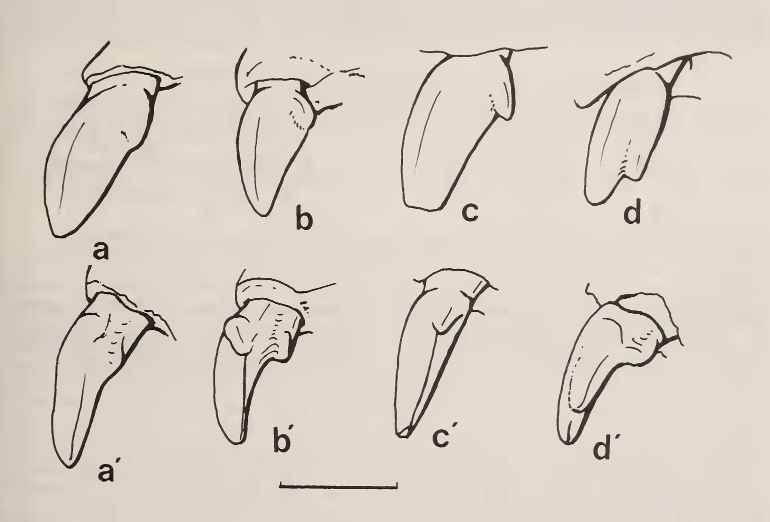


FIG. 5.

Incisive supérieure gauche en vues labiale (a, b, c, d) et distale (a', b', c', d'): a, a' — *Mormopterus jugularis*, BMNH 82.3.1.31; b, b' — *Mormopterus (Micronomus) planiceps*, BMNH 64.8.14.1; c, c' — *Mormopterus (Sauromys) petrophilus*, BMNH 73.522; d, d' — *Mormopterus (Platymops) setiger*, BMNH 72.4470. Le trait fait 1 millimètre.

Ces espèces de Sumatra, Nouvelle-Guinée et Australie, présentent par ailleurs des caractères morphologiques uniques au niveau de la région incisive. Les incisives supérieures montrent une extension du cingulum mésio-lingual, qui développe ainsi une deuxième pointe interne plus ou moins importante. Ce cingulum est par ailleurs interrompu à l'angle disto-lingual et se développe en ressaut au bord distal (fig. 5b'). Il laisse de la sorte apparaître une échancrure. D'autre part, les incisives inférieures bilobées ont une échancrure médiane profonde, en forme de V en vue labiale (fig. 6b). Cette échancrure est peu creusée, droite, chez les espèces autres que celles de la région australasienne (fig. 6a).

Les genres africains *Platymops* et *Sauromys* ont des molaires inférieures nettement myotodontes.

P. setiger possède des incisives supérieures avec une deuxième pointe apicale distale (fig. 5d). Celle-ci paraît à peine ébauchée sur un exemplaire de *T. (M.) planiceps* (BMNH

6.8.1.49). Ces incisives sont convergentes, séparées par une échancrure palatine antérieure. Les canines et M3/ sont semblables à celles des *Mormopterus*. Sur M1/ et M2/, l'hypocône est très réduit, avec un talon peu individualisé; le paralophe et le métalophe sont à peine ébauchés, la protofosse est cependant fermée postérieurement (fig. 4c). P2/ est très réduite en position externe dans la rangée. Les prémolaires inférieures sont resserrées, courtes, avec deux racines transverses.

S. petrophilus présente des incisives supérieures morphologiquement semblables à celles des *Mormopterus* en général. Elles possèdent une pointe cingulaire distale plus développée que chez les autres espèces de ce groupe (fig. 5c). Les canines sont simples,

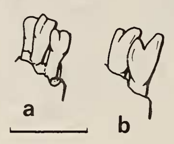


FIG. 6.

Incisives inférieures droites en vue labiale: a – *Mormopterus jugularis*, BMNH 82.3.1.31; b – *Mormopterus (Micronomus) planiceps*, BMNH 64.8.14.1.

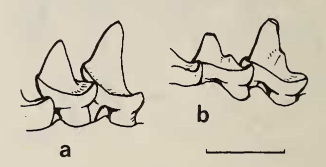


FIG. 7.

Prémolaires inférieures (P/2 et P/4) droites en vue linguale: a — *Mormopterus jugularis*, BMNH 82.3.1.31; b — *Mormopterus (Sauromys) petrophilus*, BMNH 73.522. Le trait fait 1 millimètre.

et faibles, avec une cuspule cingulaire distale. M3/, avec un faible degré de réduction, a un mésostyle en position plus linguale. M1/ et M2/ ont un hypocône légèrement réduit, avec un talon normalement développé; un paralophe net s'observe, mais le métalophe est absent; la protofosse est fermée par la postprotocrête en continuité avec le métacingulum (fig. 4d). P2/ est peu réduite. Les prémolaires inférieures sont allongées, les deux racines dans l'axe du dentaire. P/4 possède un rudiment de métaconide (qui se voit également chez *T. (M.) jugularis*, *T. (M.) acetabulosa* et *T. (M.) loriae)* (fig. 7b). Un caractère original se rencontre sur P/2: une petite pointe secondaire est visible sur l'arête disto-linguale de la cuspide principale, mésialisée. Cette deuxième pointe peut être interprétée comme un vestige de métaconide, ou encore, moins vraisemblablement, comme une néo-formation (fig. 7b).

b. Systématique

L'ensemble des espèces considérées ici paraît dériver d'un groupe ancestral unique et constituer une unité systématique distincte des autres *Tadarida*. Mais il est clair que des subdivisions sont nécessaires pour rendre compte des différences constatées dans les niveaux évolutifs atteints par ces espèces. Ceci paraît lié à la répartition biogéographique du groupe.

Sur la base des caractères dentaires, les espèces africaines et américaines forment un seul ensemble homogène. Il en est de même pour les espèces de la région australasienne. La structure de l'incisive supérieure et les prémolaires inférieures permettent de rapprocher le *Platymops* africain des espèces orientales. Mais *Platymops* présente un degré

évolutif plus avancé observé sur les molaires, inférieures et supérieures. Sur ce point le *Sauromys* africain se rapproche de *Platymops*, mais semble plus archaïque par les prémolaires inférieures et par le faible degré de réduction de P2/. Ces prémolaires inférieures, ainsi que l'insisive supérieure normale, rapprocheraient plutôt *Sauromys* du groupe africain-américain (dont il se distingue par la présence de P2/); l'évolution des molaires supérieures ne serait alors qu'un phénomène de parallélisme avec *Platymops*.

De ces faits d'observations découlent les « propositions » suivantes en termes de systématique: toutes les espèces sont regroupées dans un même genre, le genre *Mormopterus* PETERS 1865. Les divisions sous-génériques qui suivent témoignent de l'hétérogénéité évolutive des espèces:

— le sous-genre nominal comprend les espèces africaines et américaines;

— les espèces australiennes et de Sumatra sont regroupées dans le sous-genre *Micronomus* TROUGHTON 1943 [5];

— *Platymops* THOMAS 1906 et *Sauromys* ROBERTS 1917 sont ramenés à un niveau sous-générique.

Cette systématique rejoint celle proposée par FREEMAN (o.c.). Mais cet auteur n'avait pas distingué les espèces australiennes, les considérant au sein du sous-genre nominal *Mormopterus* au même titre que les espèces africaines et américaines. Les observations faites sur les dents montrent l'originalité et l'évolution indépendante de ces formes, et justifient leur séparation dans un sous-genre distinct, *Micronomus*.

Le genre *Mormopterus* est caractérisé par l'acquisition de la myotodontie. Ce groupe est le seul, avec *Cheiromeles*, à atteindre ce grade évolutif chez les Molossidae. *Micronomus* est, sur ce point, plus primitif: les formes de ce dernier taxon sont tout au plus sur la voie de cette évolution, avec des structures sub-myotodontes chez certains individus de *Mormopterus (Micronomus) planiceps*, myotodontes chez *M. (M.) beccarii*, et franchement nyctalodontes chez *M. (M.) loriae*, *norfolkensis* et *planiceps*.

Outre ces caractères dentaires, les espèces du genre *Mormopterus* possèdent en commun d'autres structures morphologiques particulières. A celles rapportées par PETERS (1881) et rappelées plus haut, il peut être ajouté: leur petite taille, le développement important de la 2e phalange du 4e doigt de l'aile, et surtout la hauteur importante de l'apophyse coronoïde sur la mandibule (ce caractère est unique chez les *Tadarida* s.l.).

L'espèce du Nouveau-Monde *Tadarida brasiliensis* pourrait représenter dans la nature actuelle la descendance plus ou moins inchangée du phylum ancestral des *Mormopterus*. En effet, *T. brasiliensis* est la seule espèce à partager avec les *Mormopterus* la présence sur les molaires supérieures d'un paralophe et surtout d'un métalophe de même type entourant une profonde protofosse. FREEMAN (o.c.) avait déjà noté, sur la base de son analyse multivariée, le rapprochement de *T. brasiliensis* et des *Mormopterus*. Mais elle y associe également *T. aegyptiaca*, dont la morphologie des molaires supérieures semble exclure des liens aussi directs avec le genre *Mormopterus*. Le problème posé par le statut systématique pouvant être attribué à *Tadarida brasiliensis* sera abordé dans le chapitre concernant *Tadarida* s.s..

---

[5] Les caractères que donne l'auteur pour justifier la création de ce taxon (petite dimension, oreilles séparées, lèvres plus finement plissées que chez *Chaerephon*, présence d'une échancrure palatine antérieure) sont ceux de *Mormopterus*. La revalidation de *Micronomus* dans le présent travail est fondée sur les caractères distinctifs qui sont repris dans la partie « Récapitulation de la systématique ».

B. **Tadarida** Rafinesque 1814

Les espèces traitées dans ce chapitre sont les suivantes:

— région paléarctique: *Tadarida teniotis* (Rafinesque 1814);
— Afrique et Asie: *T. aegyptiaca* (E. Geoffroy 1818);
— Afrique et Madagascar: *T. fulminans* (Thomas 1903); *T. lobata* (Thomas 1891); *T. ventralis* (Heuglin 1861) [6];
— région australienne: *T. australis* (Gray 1838); *T. kuboriensis* McKean et Calaby 1968;
— Amérique: *T. aurispinosa* (Peale 1848); *T. brasiliensis* (I. Geoffroy 1824); *T. espiritosantensis* Ruschi 1951 [7]; *T. femorosacca* (Merriam 1889); *T. laticaudata* (E. Geoffroy 1805); *T. macrotis* (Gray 1839).

a. Anatomie dentaire

Un certain nombre de caractères morphologiques sont connus à ces espèces:

— les incisives supérieures sont hautes, séparées par une échancrure palatine antérieure profonde;
— les canines supérieures, séparées des incisives par un diastème, n'ont pas de relief marqué sur leur couronne;
— P4/, qui n'est pas en contact avec la canine du fait de l'intercalation de P2/, montre une pointe mésio-linguale peu élevée;
— M1/ et M2/ ont une protofosse fermée par la liaison de la postprotocrête et du métacingulum. L'hypocône est bien développé, isolé du protocône; une crête postérieure à l'hypocône se dirige vers un talon normalement développé (fig. 8);
— les prémolaires inférieures ont deux racines situées dans l'axe du dentaire;
— les molaires inférieures sont nyctalodontes.

Sur leurs molaires supérieures, les espèces américaines possèdent un paralophe, ainsi qu'un métalophe bien développé. Les espèces de l'Ancien Monde, par contre, n'ont pas de métalophe, et présentent un paralophe assez faible comparé à celui des espèces américaines. Les grandes formes africaines (*T. fulminans*, *T. lobata* et *T. ventralis*) ne possèdent pas de paralophe.

Le paralophe et le métalophe sont convergents lingualement, et se rejoignent sous le protocône chez les espèces américaines (fig. 8d), à l'exclusion de *T. brasiliensis* chez laquelle ces lophes sont parallèles, le métalophe passant sur le flanc mésial du métacône (fig. 8c). Ce dernier type de structure peut également s'observer chez *Mormopterus*.

M3/, chez toutes les espèces américaines, montre une prémétacrête d'autant plus longue que le mésostyle est en position très labiale, au niveau de la ligne parastyle-métastyle de M1/ et M2/. Ceci confère un aspect massif à cette dent peu réduite. Chez les autres espèces, le mésostyle se situe le plus souvent en retrait du bord labial, en posi-

---

[6] Cette espèce est synonyme de *T. africana* (Dobson 1876). A ce sujet, voir Kock 1975.

[7] Cette espèce n'a pu être observée et intégrée dans la présente étude. Elle est seulement mentionnée par Freeman (1981).

tion plus linguale. Chez les espèces africaines *T. fulminans*, *T lobata* et *T. ventralis*, cette M3/ est légèrement plus réduite que chez les autres espèces de ce groupe, du fait du raccourcissement de la prémétacrête par rapport à la postparacrête (fig. 8b).

Ces trois espèces africaines ont également un hypocône plus bas que ce qu'il est habituel de constater chez les *Tadarida* étudiés dans ce chapitre.

Les espèces du Nouveau Monde (sauf *T. brasiliensis*) ont des incisives supérieures parallèles, alors que toutes les autres espèces et *T. brasiliensis* les ont convergentes.

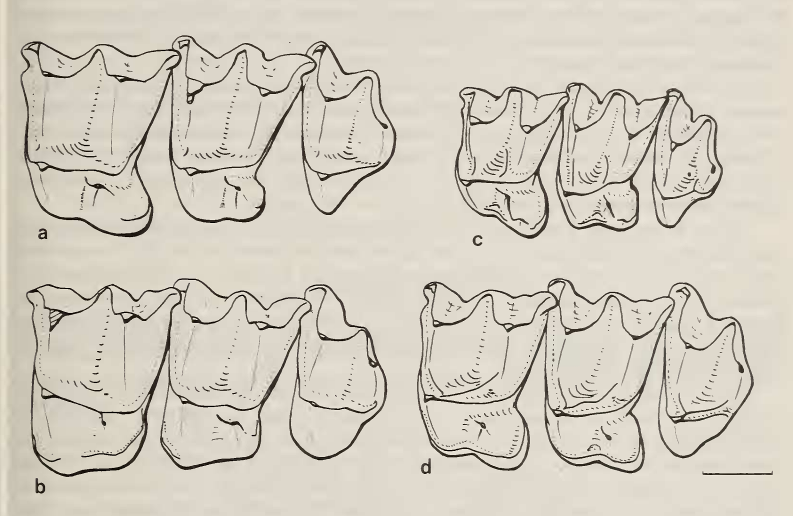


Fig. 8.

Molaires supérieures (M1/-M/3) gauches en vue occlusale: a — *Tadarida teniotis*, BMNH 97.11.10.2; b — *Tadarida lobata*, BMNH 70.727; c — *Rhizomops brasiliensis*, UM CHI 169-092; d — *Nyctinomops macrotis*, BMNH 20.7.14.33. Le trait fait 1 millimètre.

Par ailleurs, P2/ est allongée, avec une cuspide importante mésialisée chez *T. aurispinosa*, *T. femorosacca* et *T. macrotis* (fig. 11b). Elle est de contour plus circulaire chez *T. laticaudata*. Cette P2/ paraît plus réduite chez *T. brasiliensis*, mais présente les mêmes caractères morphologiques. Chez les espèces de l'Ancien Monde, elle est de forme conique, ceinturée par un cingulum moins net que chez celles du Nouveau Monde, avec un degré de réduction variable.

La cuspide de P/2 est en position mésiale; sur cette dent, un cingulum s'étend en direction disto-linguale chez *T. aurispinosa*, *T. femorosacca*, *T. laticaudata* et *T. macrotis* (fig. 2a). Chez ces dernières espèces, P/2 est aussi longue que P/4, mais plus basse. Chez toutes les autres espèces, P/2 et P/4 ont un aspect identique (fig. 2b). P/4, par ailleurs, conserve un rudiment de métaconide chez les espèces américaines et *T. aegyptiaca*.

Le nombre des incisives inférieures est variable: deux par hémimandibule chez la plupart des espèces, trois chez *T. brasiliensis* et *T. teniotis*. I/1 et I/2 sont subégales en

dimensions, bilobées, le lobe mésial plus développé et plus haut que le distal. Ce lobe mésial est parfois creusé par une faible gouttière chez certains spécimens observés des espèces *T. aegyptiaca*, *T. teniotis* et *T. ventralis*: cette structure rappellerait ainsi un aspect trilobé primitif [8] des incisives inférieures. I/3, lorsqu'elle est présente, est réduite.

b. Systématique

Sur la base de la morphologie des molaires supérieures, deux grands groupes peuvent être séparés: d'une part les espèces du Nouveau Monde qui ont des paralophe et métalophe, d'autre part les espèces de l'Ancien Monde, dépourvues de métalophe et avec un paralophe faible ou absent.

Parmi les espèces américaines, *T. brasiliensis* est distincte de *T. aurispinosa*, *T. femorosacca*, *T. laticaudata* et *T. macrotis*. Chez ces quatre dernières espèces, le métalophe et le paralophe sont convergents et confluents, alors qu'ils sont parallèles chez *T. brasiliensis*. De même que Freeman (o.c.) l'a préconisé pour d'autres raisons, les espèces *aurispinosa*, *femorosacca*, *laticaudata* et *macrotis* peuvent être regroupées sous le nom générique *Nyctinomops* Miller 1902.

Outre le caractère précité sur les molaires supérieures, *Nyctinomops* se caractérise par l'importance relative de P2/, le très faible degré de réduction de M3/, la morphologie de P/2, et les incisives supérieures parallèles. Les structures morphologiques non dentaires soutiennent également cette distinction: l'échancrure palatine antérieure est longue et étroite, le mandibule est grêle avec une apophyse coronoïde particulièrement basse, les oreilles sont jointes par une bande frontale, et la 2e phalange du 4e doigt de l'aile est particulièrement courte.

Par la morphologie dentaire, *T. brasiliensis* évoque les *Mormopterus*. Mais *T. brasiliensis* associe les caractères qui sont répartis dans les différents groupes de *Mormopterus* et qui ne se trouvent jamais ensemble. Ces caractères sont la présence de trois incisives inférieures, la présence de P2/, le faible degré de réduction de M3/, les incisives et canines supérieures simples. *T. brasiliensis* partage avec *Mormopterus* le même type de structure des molaires supérieures: l'hypocône est développé avec une crête antérieure dirigée vers la post-protocrête, un paralophe et un métalophe nets limitent une protofosse bien creusée. Mais, différence importante, *T. brasiliensis* n'a pas atteint le grade myotodonte des molaires inférieures de *Mormopterus*: ses molaires inférieures sont de type nyctalodonte.

Par ailleurs, la structure de la partie linguale des molaires supérieures de *Nyctinomops* paraît dériver d'un type morphologique comparable à celui de *T. brasiliensis*: le stade *Nyctinomops* se réaliserait par la confluence du paralophe et du métalophe sous le protocône.

L'apophyse coronoïde de *T. brasiliensis* a une hauteur intermédiaire entre celles observées chez *Nyctinomops* où elle est basse et *Mormopterus* où elle est haute. Les oreilles ne sont pas liées par une bande, et la 2e phalange du 4e doigt de l'aile est longue, tout comme chez *Mormopterus*.

T. brasiliensis paraît représenter dans la nature actuelle la descendance peu modifiée du groupe ancestral qui aurait donné naissance aux deux groupes *Nyctinomops* et *Mor-*

---

[8] Cet état trilobé des incisives inférieures est interprété comme primitif parce qu'il paraît généralisé chez les microchiroptères, à l'exception des Noctilionidae, de certains Phyllostomatidae et des Molossidae (Miller 1907). Par ailleurs, le plus ancien molossidé fossile connu, *Cuvierimops parisiensis* de l'Eocène supérieur des Gypses de Montmartre, possède des incisives inférieures trilobées (Legendre et Sigé sous presse).

mopterus. Cette position particulière dans la phylogénie est de nature à justifier pour l'espèce *T. brasiliensis* un statut systématique différent de celui qui lui était attribué jusqu'à présent: un nouveau genre doit donc être proposé pour cette espèce, *Rhizomops* nov. gen. [9].

Les espèces de l'Ancien Monde constituent un groupe homogène, dont les principaux caractères sont: les incisives supérieures convergentes, P2/ présente, métalophe absent et paralophe faible ou absent sur les molaires supérieures, nyctalodontie des molaires inférieures. Le degré de réduction de P2/ et M3/ marque quelques différences sur le niveau d'évolution des espèces: *T. aegyptiaca* et *T. teniotis* sont les espèces les plus primitives. *T. teniotis* conserve par ailleurs trois incisives inférieures. Les espèces australiennes, *T. australis* et *T. kuboriensis*, sont très proches des espèces précédentes, mais possèdent un paraconide faible. P2/ est parfois rejetée vers l'intérieur de la rangée chez *T. australis* (exemplaire figuré par Freeman o.c.: 71, fig. 14). Les grandes espèces africaines (*T. fulminans*, *T. lobata* et *T. ventralis*) sont légèrement plus évoluées, avec une prémétacrête présente sur M3/ raccourcie, et un hypocône plus faible, sur M1/ et M2/.

Malgré ces quelques différences morphologiques, ces espèces apparaissent valablement regroupées dans le genre *Tadarida*.

C. **Chaerephon** Dobson 1874

Les espèces de *Chaerephon* sont classiquement reconnues sur des caractères crâniens et dentaires: l'échancrure palatine antérieure est faible ou absente et la prémétacrête sur M3/ est légèrement réduite, mais au moins égale en longueur à la moitié de la postparacrête.

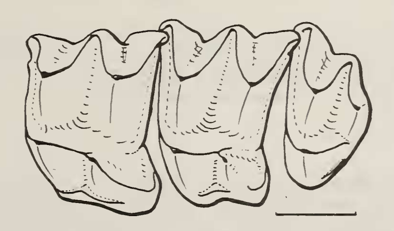


Fig. 9.

Molaires supérieures (M1/-M3/) gauches, en vue occlusale, de *Tadarida (Chaerephon) johorensis*, BMNH 73.634. Le trait fait 1 millimètre.

Les fluctuations du statut systématique de ce groupe sont traitées dans la partie historique. Les espèces étudiées dans ce chapitre sont celles que Freeman (o.c.) réunit dans le genre *Chaerephon*, c'est-à-dire:

— pour l'Afrique et Madagascar: *Tadarida (Chaerephon) aloysiisabaudiae* (Festa 1907); *T. (C.) ansorgei* (Thomas 1913); *T. (C.) bemmeleni* (Jentink 1879);

[9] Voir dans le chapitre « Récapitulation de la systématique ».

T. (C.) bivittata (HEUGLIN 1861); *T. (C.) chapini* (J. A. ALLEN 1917); *T. (C.) gallagheri* HARRISON 1975 [10]; *T. (C.) major* (TROUESSART 1897); *T. (C.) nigeriae* (THOMAS 1913); *T. (C.) pumila* (CRETZSCHMAR 1826);

— pour l'Asie et l'Australie: *T. (C.) jobensis* (MILLER 1902); *T. (C.) johorensis* (DOBSON 1873); *T. (C.) plicata* (BUCHANAN 1800).

a. ANATOMIE DENTAIRE

Les espèces de *Chaerephon* partagent les caractères suivants:

— les incisives supérieures hautes, légèrement séparées, sont larges à leur base, donnant une forme triangulaire à cette dent en vue labiale, et lui conférant un aspect piriforme (fig. 10);

— les canines supérieures, sans pointe cingulaire nette, présentent sur la face linguale de leur couronne une forte nervure médiane bordée par deux gouttières;

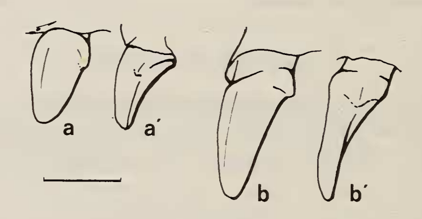


FIG. 10.

Incisive supérieure gauche en vues labiale (a, b) et distale (a', b'): a, a' — *Tadarida (Chaerephon) ohorensis*, BMNH 73.634; b, b' — *Tadarida aegyptiaca*, BMNH 3.6.3.4. Le trait fait 1 millimètre.

— une P2/, à pointe acérée bordée par un cingulum, se place dans la rangée dentaire séparant la canine et P4/. La racine est élargie transversalement (fig. 11);

— M1/ et M2/ possèdent un hypocône d'importance moyenne. Celui-ci a une crête antérieure liée à la postprotocrête et une crête postérieure dirigée vers le talon. La postprotocrête tend à fermer la protofosse, mais, le plus souvent, elle n'est pas en continuité avec le métacingulum. Un paralophe est présent, avec absence de métalophe (fig. 9);

— M3/ est réduite avec une prémétacrête faiblement raccourcie. Le mésostyle se place en position linguale par rapport à la ligne stylaire. La présence d'un paralophe est variable;

— les prémolaires inférieures sont sub-égales, resserrées entre la canine et M/1. P/2 paraît plus longue que P/4, car ses racines sont placées en position moins trans-

---

[10] Cette espèce n'a pu être examinée, mais les données dentaires ont été prises sur la description et la figuration de HARRISON (1975).

verse que celles de P/4 (fig. 2c). Le cingulum, continu autour de la couronne, développe une pointe disto-linguale;

— les molaires inférieures sont nyctalodontes. M/3 a un talonide réduit, sur lequel l'hypoconulide est à peine individualisé.

Un caractère original des *Chaerephon* semble surtout l'aspect piriforme de l'incisive supérieure. Mais certaines espèces présentent des incisives supérieures dont la morphologie se rapproche de celle rencontrée chez les espèces de *Tadarida*, avec une hauteur plus importante relativement à leur longueur. D'autres constantes dans ce groupe sont le degré de réduction et la situation de P2/ dans la rangée. De même, le degré de réduction de M3/ est identique chez toutes les espèces observées, ainsi que la position des prémolaires inférieures dans la rangée.

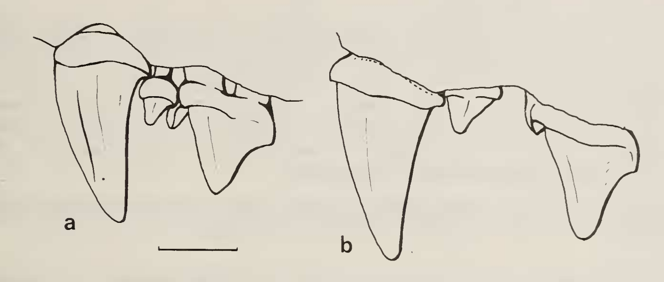


FIG. 11.

Canine et prémolaires supérieures (P2/ et P4/) gauches en vue labiale: a — *Tadarida (Chaerephon) johorensis*, BMNH 73.634; b — *Nyctinomops macrotis*, BMNH 20.1.14.33. Le trait fait 1 millimètre.

b. SYSTÉMATIQUE

Les espèces de ce groupe forment un taxon homogène: elles sont distinctes de *Tadarida* pris dans son sens restreint par les caractères suivants: morphologie particulière de leurs molaires supérieures (hypocône lié à la postprotocrête, protofosse ouverte); P2/ modérément réduite, intercalée entre la canine et P4/; pointe mésio-linguale assez haute sur P4/; prémolaires inférieures resserrées et transverses.

Ces espèces sont valablement regroupées sous le terme *Chaerephon* DOBSON 1874.

Les différences observées sont cependant trop faibles pour distinguer à un niveau générique les espèces étudiées dans ce chapitre de celles de *Tadarida*. Quelques espèces de *Tadarida*, les espèces africaines de grande taille (*T. fulminans*, *T. lobata* et *T. ventralis*), ont des caractères rencontrés dans le groupe étudié, tels le degré de réduction de M3/ et l'hypocône faible, mais ne peuvent, par l'ensemble de la morphologie, être rattachés à *Chaerephon*. Et certains *Chaerephon* ont des caractères intermédiaires avec *Tadarida*: c'est le cas de *T. (C.) jobensis*, et à un degré moindre *T. (C.) bivittata* et *T. (C.) ansorgei*, par la forme des incisives supérieures qui n'est pas celle paraissant la plus typique des *Chaerephon*. Par contre, la morphologie des M1/ et M2/ rapproche *T. (C.) jobensis* des *Mops* étudiés plus loin.

De ce fait, *Chaerephon* paraît intégrable comme sous-groupe au sein du genre *Tadarida*.

D. Mops Lesson 1842

Les espèces de *Mops*, classiquement reconnu comme sous-genre de *Tadarida*, sont caractérisées par le degré de réduction important de M3/. Une échancrure palatine antérieure est marquée ou absente. Koopman (1975: 420-421) intègre les espèces possédant une échancrure dans un sous-genre *Xiphonycteris*, réservant le sous-genre *Mops* pour les espèces sans échancrure, et de plus grande taille. Freeman (o.c.) regroupe toutes ces espèces dans un seul genre, *Mops*. Ces modifications de la systématique sont discutées dans la partie historique.

Les espèces étudiées ici sont:

— pour l'Afrique et Madagascar: *Tadarida (Mops) brachyptera* (Peters 1852) [11]; *T. (M.) condylura* (A. Smith 1833); *T. (M.) congica* (J. A. Allen 1917); *T. (M.) demonstrator* (Thomas 1903); *T. (M.) leonis* (Thomas 1908) [12]; *T. (M.) midas* (Sundevall 1843); *T. (M.) nanula* (J. A. Allen 1917); *T. (M.) niangarae* (J. A. Allen 1917) [13]; *T. (M.) niveiventer* (Cabrera et Ruxton 1926); *T. petersoni* El-Rayah 1981 [11]; *T. (M.) thersites* (Thomas 1903); *T. (M.) trevori* (J. A. Allen 1917); *Xiphonycteris spurrelli* Dollman 1911;

— pour l'Asie: *T. (M.) mops* (De Blainville 1840); *T. (M.) sarasinorum* (Meyer 1899) [11].

Pour Koopman (o.c.) et El-Rayah (1981), les espèces suivantes sont rattachées au sous-genre *Xiphonycteris*: *T. brachyptera*, *T. leonis* (synonyme de la précédente selon El-Rayah), *T. nanula*, *T. petersoni*, *T. thersites* et *X. spurrelli*.

a. Anatomie dentaire

Chez *Mops*, les incisives supérieures sont hautes et séparées. L'hypocône est assez faible sur M1/ et M2/; sa crête antérieure prolonge la postprotocrête, et la crête postérieure se poursuit vers le talon: la protofosse est ainsi largement ouverte vers l'arrière. Un paralophe faible est parfois présent. M3/ est réduite, sans métacône, et présente une prémétacrête absente à courte; cette dent est étroite (fig. 12). Le secteur incisif inférieur est resserré entre les canines en contact par leur cingulum lingual. Les prémolaires inférieures, de dimensions sub-égales, se situent en position transverse par leurs racines (fig. 2d). Les molaires inférieures sont nyctalodontes.

Les canines supérieures ont des couronnes avec des reliefs (nervure médiane sur la face linguale, gouttière mésio-labiale) chez presque toutes les espèces, sauf *X. spurrelli*, chez laquelle la couronne est simple, avec un cingulum lingual très détaché de la base du croc.

---

[11] Ces espèces n'ont pu être examinées. Les descriptions et figurations données par Hill (1961), Freeman (1981) et El-Rayah (1981) ont été utilisées.

[12] Cette espèce est considérée comme synonyme de *T. brachyptera* par El-Rayah (1981).

[13] Cette espèce n'a pu être examinée. Elle est considérée comme synonyme de *T. trevori* par Peterson (1972).

P2/ est absente chez les formes indo-malaises *T. mops* et *T. sarasinorum*. Elle est par contre assez importante, et située dans la rangée dentaire, chez les petites formes *T. brachyptera*, *T. leonis*, *T. nanula*, *T. petersoni*, *T. thersites* et *X. spurrelli*, légèrement plus faible chez *T. trevori*. Elle est réduite à l'état de spicule, et en dehors de la rangée, chez les autres espèces (fig. 14).

Une pointe mésio-linguale sur P4/, de développement moyen chez la plupart des espèces, est forte chez *T. mops*, alors qu'elle est très faible chez *T. congica* et *T. midas*.

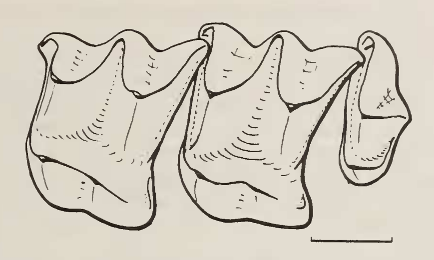


FIG. 12.

Molaires supérieures (M1/-M3/) gauches, en vue occlusale, de *Tadarida (Mops) mops*, BMNH 60.1597. Le trait fait 1 millimètre.

Sur M3/, la prémétacrête est absente chez *T. congica*, *T. demonstrator* et *T. niveiventer*, à peine ébauchée chez *T. mops*, *T. nanula* et *X. spurrelli*, faible chez *T. leonis*, *T. midas* et *T. petersoni*, plus nette chez *T. thersites* et *T. trevori*, et de longueur moyenne chez *T. condylura* (fig. 13).

Le nombre des incisives inférieures est en général de deux par hémimandibule, mais il peut n'y en avoir qu'une chez *X. spurrelli*.

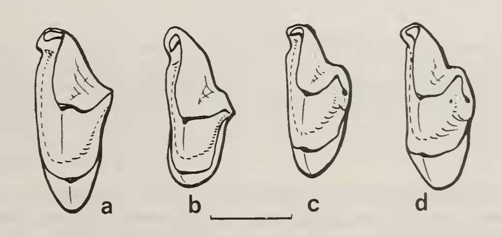


FIG. 13.

M3/ gauches en vue occlusale: a — *Tadarida (Mops) demonstrator*, BMNH 8.4.2.5; b — *Tadarida (Mops) mops*, BMNH 60.1597; c — *Tadarida (Mops) leonis*, BMNH 72.194; d — *Tadarida (Mops) thersites*, BMNH 26.11.1.33. Le trait fait 1 millimètre.

b. Systématique

Certains caractères dentaires permettent de regrouper ces espèces dans un même ensemble taxonomique: ce sont le degré de réduction des M3/, P/2 et P/4 transverses et la morphologie particulière de la partie linguale de M1/ et M2/ (liaison du protocône et de l'hypocône, protofosse largement ouverte sur l'arrière). Ce dernier caractère se retrouve également chez *T. (Chaerephon) jobensis*, sans que par ailleurs cette espèce puisse être rapprochée des *Mops*.

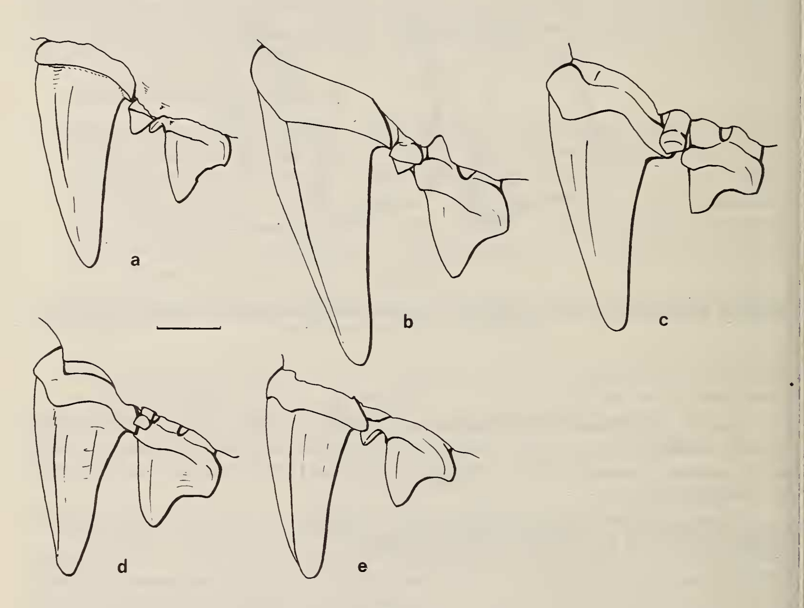


Fig. 14.

Canine et prémolaires supérieures (P2/ et P4/) gauches en vue labiale: a — *Tadarida (Mops) thersites*, BMNH 26.11.1.33; b — *Tadarida (Mops) congica*, BMNH 71.877; c — *Tadarida (Mops) condylura*, MNHN CG 1960-83; d — *Tadarida (Mops) condylura*, BMNH 66.2430; e — *Tadarida (Mops) mops*, BMNH 60.1597. Le trait fait 1 millimètre.

Cette homogénéité des espèces considérées dans ce chapitre est confirmée par d'autres caractères anatomiques: mandibule relativement robuste, lèvres nettement plissées, et oreilles jointes (à l'exception peut-être de l'espèce *niangarae*, mais il pourrait s'agir d'un artefact de préparation, voir Peterson 1972 à ce sujet), longueur importante de la deuxième phalange du quatrième doigt de l'aile.

Par contre, certaines structures dentaires montrent une variabilité importante parmi ces espèces. Ces structures se trouvent au niveau:

— de la canine supérieure qui présente des reliefs plus ou moins marqués sur sa couronne;
— de P2/ qui peut être absente ou présente, plus ou moins réduite, plus ou moins incluse dans la rangée;
— de P4/ dont la pointe mésio-linguale est plus ou moins développée;
— de M3/ qui a une prémétacrête plus réduite que chez les *Tadarida* s. s. et les *Chaerephon*, mais avec une longueur variable cependant; cette prémétacrête est parfois totalement absente;
— des incisives inférieures qui peuvent être au nombre de 2 ou de 1 par hémimandibule.

Du fait de la distribution aléatoire de ces caractères parmi les différentes espèces de *Mops*, il ne paraît pas légitime d'isoler les petites formes, qui ne se distinguent pas plus morphologiquement des autres espèces que ces dernières ne diffèrent entre elles (par exemple les espèces indo-malaises et les espèces africaines). Il ne semble donc pas souhaitable de retenir le taxon *Xiphonycteris* (ni comme genre, ni même comme sous-genre) sur la seule base de l'échancrure palatine antérieure présente ou non. Les espèces sont toutes regroupées sous la dénomination *Mops* LESSON 1842. Cette conclusion issue de l'étude des dents rejoint celle de FREEMAN (o.c.) qui la fondait sur des caractères morphométriques.

Certaines espèces sont intermédiaires par quelques critères dentaires avec *Chaerephon*: *T. condylura* possède par exemple des incisives supérieures piriformes, et une M3/ relativement peu réduite; mais d'autres caractères en font sans conteste un *Mops* (P2/ à l'état de spicule, morphologie de M1/ et M2/, P/2 et P/4 nettement transverses, mandibule assez robuste).

Pour ces raisons, *Mops* peut être valablement considéré comme un sous-genre de *Tadarida*, au côté du sous-genre nominal et de *Chaerephon*. Les caractères originaux de *Mops* ne sont pas suffisants pour pouvoir élever ce taxon au rang générique comme le fait FREEMAN (o.c.): cela impliquerait une divergence phylétique plus importante que celle qui semble apparaître à la lumière des observations de la denture dans le genre *Tadarida*, tel qu'il est ici entendu.

L'ensemble des espèces du genre *Tadarida*, tel qu'il est proposé ici, ont en commun des molaires supérieures sans métalophe et des molaires inférieures nyctalodontes, une apophyse coronoïde du dentaire basse, une 2e phalange du 4e doigt de l'aile relativement longue ainsi que des oreilles jointes plus ou moins nettement par leur bord antérieur.

5. PHYLOGÉNIE

La systématique proposée dans les chapitres précédents découle de schémas évolutifs élaborés d'après l'examen des structures dentaires. Ce chapitre est directement lié aux conclusions formulées à la suite de l'étude de chacun des groupes: il rassemble donc ces données d'ordre phylogénique.

A. NIVEAU GÉNÉRIQUE
(fig. 15)

En fait, le genre *Rhizomops* nov. gen., dont *R. brasiliensis* est l'unique représentant actuel, évoque le type ancestral de l'ensemble des « *Tadarida* » tel qu'il était classiquement admis. Le type *Rhizomops* pourrait se trouver à l'origine de ce vaste groupe.

Le phylum *Mormopterus* se serait détaché de *Rhizomops*. Le genre *Mormopterus* s'est diversifié et, par évolution en situation d'isolement géographique, s'est modifié pour donner *Micronomus* en Australie. En Afrique, une semblable évolution, sans diversification, aboutit à *Platymops* et à *Sauromys*. Il apparaît, à la suite de l'examen de l'anatomie dentaire de ces deux taxons, que l'origine de chacun d'eux puisse être indépendante.

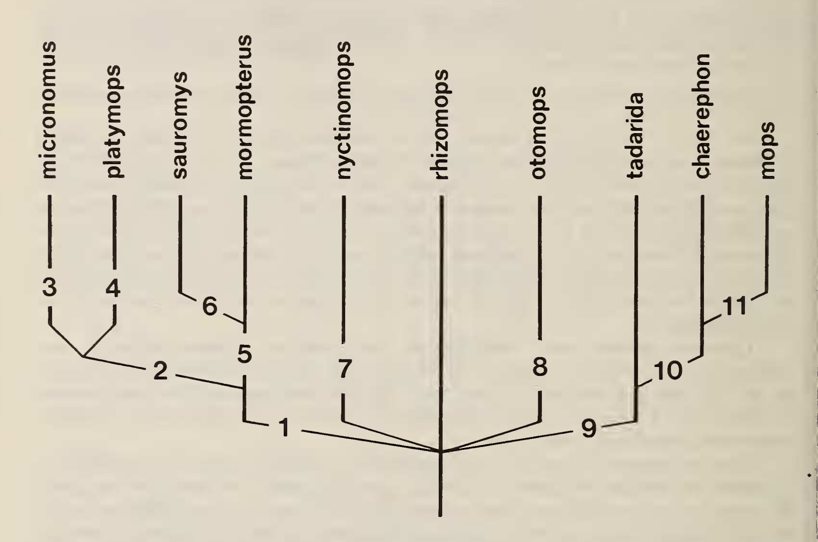


FIG. 15.

Rapports phylogéniques entre les différents genres et sous-genres rattachés aux Tadaridinae. (1) Tendance à la myotodontie. Apophyse coronoïde haute. — (2) Incisive supérieure avec une pointe cingulaire interne. — (3) Incisives inférieures avec une échancrure en forme de V. — (4) Myotodontie. Incisive supérieure avec une deuxième pointe apicale. Hypocône réduit et régression du paralophe et du métalophe. — (5) Myotodontie. — (6) Hypocône réduit et régression du paralophe et du métalophe. P/2 avec une deuxième pointe. — (7) Incisives supérieures parallèles. Paralophe et métalophe convergents. Mandibule grêle avec une apophyse coronoïde très basse. Aile de type étroit (*sensu* FREEMAN 1981). — (8) Réduction de l'hypocône, absence de paralophe et de métalophe. Mandibule grêle avec une apophyse coronoïde très basse. — (9) Disparition du métalophe et régression du paralophe. Apophyse coronoïde basse. — (10) Canine supérieure avec des « nervures ». Hypocône légèrement réduit et protofosse ouverte distalement. M3/ légèrement réduite. Prémolaires inférieures en position oblique. — (11) Hypocône plus réduit et protofosse largement ouverte distalement. M3/ réduite. Prémolaires inférieures transverses. Mandibule à l'aspect robuste.

L'acquisition de structures communes évoluées ne serait alors que le fait d'un parallélisme, lié sans doute à certaines similitudes écologiques, et conditionné par l'allopatrie de ces deux taxons africains: *Platymops* se situe à l'Est et *Sauromys* au Sud.

Dans le Nouveau Monde, le type *Rhizomops* semble à l'origine de *Nyctinomops*. Ce dernier genre connaît à son tour une certaine radiation qui l'amène à la différenciation de quatre espèces actuelles reconnues.

Dans l'Ancien Monde, *Rhizomops* paraît se trouver à l'origine d'un genre dont il n'a pas été question dans cette étude, *Otomops* (la validité classiquement admise de ce genre l'a exclu de cette étude). Mais l'examen de la denture de *Otomops* montre par certains aspects (allongement du secteur prémolaire, extrême gracilité de la mandibule) que celle-ci présente des adaptations de même type que celle de *Nyctinomops. Otomops* apparaît en fait comme l'équivalent afro-asiatique des *Nyctinomops* américains.

Dans l'Ancien Monde, le genre *Rhizomops* serait également à l'origine du genre *Tadarida.* Un argument indirect est apporté à ce postulat par Freeman (o.c.): cet auteur aboutit en effet à un rapprochement de *T. brasiliensis* et *T. aegyptiaca*, et ces deux espèces sont nettement séparées dans son phénogramme des autres *Tadarida* s. s. Or, *T. aegyptiaca* se trouve justement être l'un des *Tadarida* les plus primitifs par sa denture, avec *T. teniotis.*

Ce groupe *Tadarida* serait lui-même à l'origine, dans un premier temps, du groupe *Chaerephon* et ce dernier, par la suite, de celui de *Mops.* L'ensemble de ces trois groupes se développe et se diversifie dans l'Ancien Monde.

B. Implications familiales
(fig. 16)

Quels sont les liens de ces différents genres avec les autres genres de Molossidae ?

Les genres étudiés dans le cadre de cette étude, comme il a été dit, dérivent tous d'un même ensemble, appelé ici *Rhizomops* nov. gen. Globalement, tous ces taxons se caractérisent par la présence sur leurs molaires supérieures d'un hypocône net et d'un talon important (sauf chez *Otomops*), d'incisives supérieures hautes, droites, le plus souvent séparées entre elles et également séparées des canines supérieures.

D'un autre côté, il apparaît remarquable que les genres américains *Eumops*, *Molossops* et *Promops* soient caractérisés par des molaires supérieures avec un hypocône faible (souvent assimilable à un métaconule) ou absent, et une très faible extension du talon, et par des incisives supérieures hautes, courbées en forme de crochet, accolées entre elles et avec les canines supérieures.

Le genre américain *Molossus* possède des incisives supérieures plus longues que hautes, mais malgré tout légèrement courbées. Ses molaires supérieures, au talon à peine visible, présentent un hypocône faible assimilable à un métaconule. De ce fait, il paraît proche des genres cités plus haut.

Le genre *Myopterus*, d'Afrique, présente les mêmes caractères et doit être rapproché des genres précédents.

Le genre asiatique *Cheiromeles*, quant à lui, ne peut être rattaché à aucun ensemble. Il cumule en effet un certain nombre de caractères originaux: les incisives supérieures sont relativement basses mais droites: les incisives inférieures sont coniques, non bilobées; les canines supérieures et inférieures sont puissantes, anguleuses, avec des arêtes et des échancrures au niveau du cingulum; P/2 est très réduite; aux molaires supérieures massives l'hypocône est pratiquement inexistant mais le talon est bien développé, étendu en direction distale; les molaires inférieures sont sub-myotodontes, tout comme chez *Mormopterus*, mais à la différence de ce dernier, le paraconide est très faible. La mandibule est très robuste, la partie faciale du crâne est raccourcie: ceci confère à l'ensemble une structure lourde et massive qui n'est atteinte par aucun autre molossidé. L'aspect extérieur est également fortement modifié: le corps par exemple est pratiquement dépourvu de poils.

Ces faits d'observation permettent de déduire une dichotomie importante chez les Molossidae avec, d'une part, les genres *Mormopterus* (incluant les sous-genres *Micro-*

nomus, *Platymops* et *Sauromys*), *Nyctinomops*, *Otomops*, *Rhizomops* et *Tadarida* (avec les sous-genres *Chaerephon* et *Mops*) et d'autre part les genres *Eumops*, *Molossops* (incluant les sous-genres *Cynomops* ef *Neoplatymops*), *Molossus*, *Myopterus* et *Promops*. Le genre *Cheiromeles* est complètement isolé de ces deux ensembles. Ceci semble correspondre à une certaine structure des relations phylétiques entre ces genres et doit se traduire au plan de la systématique.

Ceci va nettement à l'encontre des propositions de FREEMAN (o.c.) qui, à l'aide d'une analyse de type cladistique (fondée sur le traitement de quelques caractères morphologiques, des oreilles, du palais osseux, des lèvres et des fosses basisphénoïdales), arrive à regrouper dans une dichotomie d'un côté *Mormopterus*, *Molossops*, *Cheiromeles* et *Myopterus*, et d'autre part, tous les autres genres. Cette conception est complètement contredite par l'étude de la denture, d'autant plus que *Mormopterus* est présenté par cet auteur comme un genre primitif, alors qu'il est le seul (avec *Cheiromeles*) à avoir atteint le grade évolutif myotodonte chez les Molossidae. De ce fait, ce genre ne peut être à l'origine de *Molossops* et *Myopterus*, qui sont eux nyctalodontes, ascendance pourtant postulée par FREEMAN (o.c.: fig. 24).

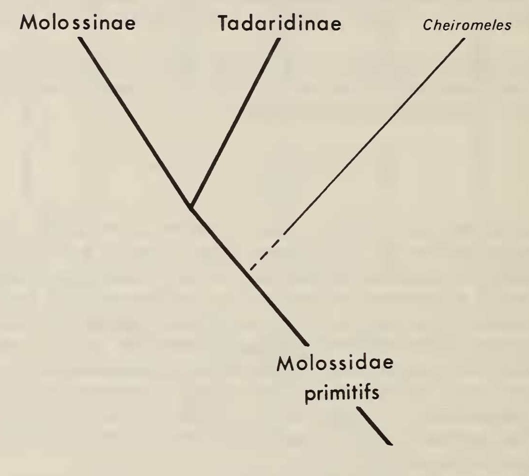


FIG. 16.

Evolution présumée des Molossidae.

Pour traduire au plan de la systématique la structure phylogénique de l'ensemble considéré, il est proposé ici d'ériger au rang sous-familial les deux unités résultant de la dichotomie majeure qui implique la presque totalité des genres de Molossidae.

Une première sous-famille, les Molossinae, avec le genre *Molossus* pour type, regroupe *Molossus*, *Eumops*, *Molossops*, *Myopterus* et *Promops*. Elle est caractérisée par la présence d'incisives supérieures en forme de crochet, accolées, des molaires supérieures avec un hypocône faible ou absent et un talon peu développé, avec M3/ le plus

souvent très réduite et au plan morphométrique par des ailes en général de type étroit (2e phalange du 4e doigt courte). Cette sous-famille est essentiellement américaine, avec cependant un représentant africain, le genre *Myopterus.*

Une deuxième sous-famille, les Tadaridinae, avec le genre *Tadarida* pour type, englobe *Tadarida*, *Mormopterus*, *Nyctinomops*, *Otomops* et *Rhizomops*. Elle se caractérise par la présence d'incisives supérieures hautes, droites, le plus souvent séparées, par des molaires supérieures à hypocône moyennement à fortement développé et à talon étendu (sauf *Otomops*), avec M3/ le plus souvent peu ou moyennement réduite, et par des ailes en général de type large (2e phalange du 4e doigt longue). Les Tadaridinae sont restés les plus primitifs des Molossidae. Cette sous-famille occupe principalement l'Ancien Monde, avec cependant deux genres strictement américains *Rhizomops* et *Nyctinomops*, et un genre ubiquiste *Mormopterus.*

Une dernière sous-famille enfin, les Cheiromelinae, regroupe le genre type et unique *Cheiromeles*. Elle a les caractères énoncés plus haut à propos du genre. Cette sous-famille est manifestement la plus modifiée parmi les Molossidae par ses structures externes et dentaires. Son origine est douteuse, mais le degré de spécialisation atteint par ce groupe suggère une séparation très ancienne des Cheiromelinae des autres Molossidae.

6. RÉCAPITULATION DE LA SYSTÉMATIQUE

Dans les chapitres précédents, un certain nombre de modifications sont proposées au plan de la systématique. Ces résultats sont repris ici: les caractères diagnosiques dentaires sont donnés pour chaque unité supraspécifique, ainsi que la liste des taxons subordonnés qui lui sont référés. Pour les synonymies, le lecteur est renvoyé au travail de Freeman (o.c.).

MOLOSSIDAE Gill 1872

Molossinae nov. subfam.

Genre-type: *Molossus* E. Geoffroy 1805

Diagnose: Molossidae à incisives supérieures courbées en forme de crochet, accolées entre elles, le plus souvent en contact avec les canines; incisives inférieures bilobées; molaires supérieures à hypocône faible ou absent, avec un talon très peu développé; molaires inférieures nyctalodontes.

Genres référés: *Eumops* Miller 1906; *Molossops* Peters 1865 incluant comme sous-genres *Cynomops* Thomas 1920 et *Neoplatymops* Peterson 1965; *Myopterus* E. Geoffroy 1818; *Promops* Gervais 1855.

Cheiromelinae nov. subfam.

Genre-type: *Cheiromeles* Horsfield 1824

Diagnose: Molossidae à denture d'aspect massif; incisives supérieures basses accolées; incisives inférieures à bord occlusial conique; P2/ absente et P/2 très réduite, comprimée entre la canine et P/4; molaires supérieures avec un hypocône très faible, et un talon étendu distalement; molaires inférieures sub-myotodontes avec un paraconide réduit.

La sous-famille ne comprend que le genre-type.

TADARIDINAE nov. subfam.

Genre-type: *Tadarida* RAFINESQUE 1814

Diagnose: Molossidae à incisives supérieures hautes et droites, le plus souvent séparées entre elles et des canines supérieures; incisives inférieures bilobées; molaires supérieures avec un hypocône bien développé (à l'exception de *Otomops*); molaires inférieures parfois myotodontes chez *Mormopterus*, mais en général nyctalodontes.

Genres référés: *Mormopterus* PETERS 1865; *Nyctinomops* MILLER 1902; *Otomops* THOMAS 1913; *Rhizomops* nov. gen.

Genre **Mormopterus** PETERS 1865

Caractères diagnosiques dentaires: incisives supérieures convergentes; M1/ et M2/ avec un paralophe et un métalophe passant sur le flanc mésial du métacône; M3/ peu réduite; molaires inférieures myotodontes ou sub-myotodontes (quand elles sont nyctalodontes, l'incisive supérieure présente de son côté une pointe cingulaire linguale nette).

Ce genre est subdivisé en 4 sous-genres: *Mormopterus* s.s., *Micronomus*, *Platymops* et *Sauromys*.

Sous-genre **Mormopterus** PETERS 1865

Espèce-type: *Mormopterus jugularis* (PETERS 1865)

Caractères diagnostiques dentaires: P2/ absente ou réduite à l'état de spicule; molaires supérieures avec un hypocône bien développé dont les crêtes antérieure et postérieure tendent à être parallèles à l'axe de la rangée dentaire; molaires inférieures myotodontes ou sub-myotodontes.

Espèces référées: *Mormopterus acetabulosus* (HERMANN 1804); *M. kalinowskii* (THOMAS 1893); *M. minutus* (MILLER 1899); *M. phrudus* HANDLEY 1956. L'espèce *M. doriae* ANDERSON 1907, qui n'a pas été examinée, pourrait être rattachée à ce sous-genre, car elle ne possède pas de P2/, mais conserve 3 incisives inférieures d'après la diagnose fournie par HILL (1961).

Sous-genre **Micronomus** TROUGHTON 1943

Espèce-type: *Mormopterus (Micronomus) norfolkensis* (GRAY 1839).

Diagnose émendée: Sous-genre de *Mormopterus*; incisives supérieures avec une extension du cingulum mésio-lingual développant une pointe secondaire interne; incisives inférieures à échancrure médiane en forme de V en vue labiale; P2/ présente; prémolaires inférieures transverses; molaires supérieures avec un hypocône développé, à crêtes parallèles à l'axe de la rangée dentaire; molaires inférieures nyctalodontes à myotodontes.

Espèces référées: *Mormopterus (Micronomus) beccarii* (PETERS 1881); *M. (M.) loriae* (THOMAS 1897); *M. (M.) planiceps* (PETERS 1866).

Sous-genre **Platymops** THOMAS 1906

Espèce-type: *Mormopterus (Platymops) setiger* (PETERS 1878).

Caractères diagnosiques dentaires: *Mormopterus* possédant des incisives supérieures avec une deuxième pointe apicale; P2/ réduite; prémolaires inférieures trans-

verses; molaires supérieures avec un hypocône très réduit et un talon peu développé; molaires inférieures myotodontes.

L'espèce-type, *Mormopterus (Platymops) setiger* (PETERS 1878), est la seule du sous-genre.

Sous-genre **Sauromys** ROBERTS 1917

Espèce-type: *Mormopterus (Sauromys) petrophilus* (ROBERTS 1917).

Caractères diagnosiques dentaires: *Mormopterus* possédant P2/; prémolaires inférieures allongées, P/2 avec une pointe secondaire; molaires supérieures avec un hypocône légèrement réduit; molaires inférieures myotodontes.

L'espèce-type, *Mormopterus (Sauromys) petrophilus* (ROBERTS 1917), est la seule espèce de ce sous-genre.

Genre **Nyctinomops** MILLER 1902

Espèce-type: *Nyctinomops femorosaccus* (MERRIAM 1889).

Diagnose émendée: Tadaridinae à incisives supérieures parallèles; P2/ importante; prémolaires inférieures allongées; hypocône important et isolé sur M1/ et M/2; M3/ très peu réduite; paralophe et métalophe convergents sous le protocône sur les molaires supérieures; molaires inférieures nyctalodontes; échancrure palatine antérieure profonde; mandibule grêle avec l'apophyse coronoïde très basse; 2e phalange du 4e doigt de la main très courte.

Espèces référées: *Nyctinomops aurispinosus* (PEALE 1848); *N. laticaudatus* (E. GEOFFROY 1805); *N. macrotis* (GRAY 1839).

Genre **Otomops** THOMAS 1913

Espèce-type: *Otomops wroughtoni* THOMAS 1913.

Caractères diagnosiques dentaires: P2/ importante; P/2 allongée; M1/ et M2/ avec un hypocône faible, M3/ peu réduite; molaires inférieures nyctalodontes.

Espèces référées: *Otomops formosus* CHASEN 1939; *O. martiensseni* (MATSCHIE 1897); *O. papuensis* LAWRENCE 1948; *O. secundus* HAYMAN 1952.

Genre **Rhizomops** nov. gen.

Espèce-type: *Rhizomops brasiliensis* (I. GEOFFROY 1824).

Synonymie: voir FREEMAN (1981), pages 165-166, qui donne la synonymie de l'espèce *brasiliensis* (dans la rubrique *Tadarida*) et par la même celle du genre.

Origine du nom: du grec ριξα = racine et de la désinence mops fréquemment employée pour les molossidés. Ce nom fait référence à la position phylogénique présumée du genre au sein des Tadaridinae.

Diagnose: Tadaridinae possédant 3 incisives inférieures; incisives supérieures convergentes, séparées par une échancrure palatine antérieure large et profonde; P2/ assez importante; molaires supérieures avec un hypocône important, un paralophe et un métalophe net passant sur le flanc mésial du métacône; M3/ très peu réduite; molaires inférieures nyctalodontes.

L'espèce-type *Rhizomops brasiliensis* (I. GEOFFROY 1824) est la seule espèce du genre.

Genre **Tadarida** RAFINESQUE 1814

Caractères diagnosiques dentaires: Tadaridinae avec des molaires supérieures présentant un hypocône plus ou moins isolé et un talon étendu, sans métalophe, et un paralophe faible lorsqu'il est présent; molaires inférieures nyctalodontes.

Ce genre est subdivisé en trois sous-genres: *Tadarida* s.s., *Chaerephon* et *Mops*.

Sous-genre **Tadarida** RAFINESQUE 1814

Espèce-type: *Tadarida teniotis* (RAFINESQUE 1814).

Caractères diagnosiques dentaires: incisives supérieures convergentes; P2/ relativement développée; prémolaires inférieures avec les racines dans l'axe de la rangée dentaire; M1/ et M2/ avec une protofosse fermée par la liaison de la postprotocrête et du métacingulum, et avec un hypocône net et isolé; présence variable d'un paralophe; M3/ peu réduite.

Espèces référées: *Tadarida aegyptiaca* (E. GEOFFROY 1818); *T. australis* (GRAY 1838); *T. fulminans* (THOMAS 1903); *T. kuboriensis* MCKEAN et CALABY 1968; *T. lobata* (THOMAS 1891); *T. ventralis* (HEUGLIN 1861).

Sous-genre **Chaerephon** DOBSON 1874

Espèce-type: *Tadarida (Chaerephon) johorensis* (DOBSON 1873).

Caractères diagnosiques dentaires: *Tadarida* à incisives supérieures piriformes parallèles; canines supérieures avec des reliefs nets sur leurs couronnes (nervures et gouttières); P2/ de contour circulaire, assez importante, séparant la canine et P4/, et possédant une racine élargie transversalement; prémolaires inférieures relativement transverses; molaires supérieures avec un paralophe faible, un hypocône moyennement développé, relié à la postprotocrête; prémétacrête de M3/ légèrement raccourcie.

Espèces référées: *Tadarida (Chaerephon) aloysiisabaudiae* (FESTA 1907); *T. (C.) ansorgei* (THOMAS 1913); *T. (C.) bemmeleni* (JENTINK 1879); *T. (C.) bivittata* (HEUGLIN 1861); *T. (C.) chapini* (J. A. ALLEN 1917); *T. (C.) gallagheri* HARRISON 1975; *T. (C.) jobensis* (MILLER 1902); *T. (C.) plicata* (BUCHANAN 1800); *T. (C.) pumila* (CRETZSCHMAR 1826).

Sous-genre **Mops** LESSON 1842

Espèce-type: *Tadarida (Mops) mops* (DE BLAINVILLE 1840).

Caractères diagnosiques dentaires: *Tadarida* à incisives supérieures parallèles; incisives inférieures resserrées entre les canines, elles-mêmes en contact par leur cingulum lingual, canines supérieures avec des reliefs sur leurs couronnes; prémolaires inférieures transverses; sur M1/ et M2/, hypocône assez bas, avec des crêtes en continuité avec la postprotocrête, laissant la protofosse largement ouverte distalement; présence variable d'un paralophe; prémétacrête de M3/ réduite à absente.

Espèces référées: *Tadarida (Mops) brachyptera* (PETERS 1852); *T. (M.) condylura* (R. SMITH 1833); *T. (M.) congica* (J. A. ALLEN 1917); *T. (M.) demonstrator* (THOMAS 1903); *T. (M.) leonis* (THOMAS 1908); *T. (M.) midas* (SUNDEVALL 1843); *T. (M.) nanula* (J. A. ALLEN 1917); *T. (M.) niangarae* (J. A. ALLEN 1917); *T. (M.) niveiventer* (CABRERA et RUXTON 1926); *T. (M.) petersoni* EL-RAYAH 1981; *T. (M.)*

sarasinorum (MEYER 1899); *T. (M.) spurrelli* (DOLLMAN 1911); *T. (M.) thersites* (THOMAS 1903); *T. (M.) trevori* (J. A. ALLEN 1917).

L'espèce du Nouveau Monde « *Tadarida* » *espiritosantensis* RUSCHI 1951, citée par FREEMAN (o.c.) dans sa liste des espèces, n'a pu être vue au cours du présent travail. Il n'est donc pas possible de l'attribuer présentement à un genre précis de Tadaridinae.

7. BIOGÉOGRAPHIE

La répartition actuelle du groupe étudié est la suivante: deux genres sont confinés dans le Nouveau Monde, *Rhizomops* nov. gen. (avec 1 espèce) et *Nyctinomops* (avec 4 espèces). Le genre *Tadarida* occupe l'Afrique, l'Asie et l'Australie; il remonte en Europe méditerranéenne avec une espèce *(T. teniotis)*. Le genre *Mormopterus* se trouve dans l'Ancien et le Nouveau Monde: *Mormopterus* s.s. est présent en Amérique du Sud et aux Antilles (avec 3 espèces) et d'autre part en Afrique orientale et à Madagascar (avec 2 espèces); *Micronomus* occupe la région australienne (avec 5 espèces); *Platymops* et *Sauromys*, avec chacun une espèce, se trouvent en Afrique, au Sud et à l'Est de ce continent. Aucun taxon de rang spécifique n'est commun à l'Ancien et au Nouveau Monde, et un seul taxon de rang générique *(Mormopterus)* est commun à ces deux domaines (fig. 17).

Cette répartition, ainsi que la documentation paléontologique disponible, permettent d'esquisser une histoire biogéographique de ce groupe.

Le type générique le plus primitif, *Rhizomops* nov. gen., est à l'origine des Tadaridinae. La diversité importante des Tadaridinae, tant au plan générique que spécifique, est constatée surtout en Afrique et, à un degré moindre, en Asie. Il est ainsi vraisemblable que *Rhizomops* ait ses origines dans l'Ancien Monde.

Dans l'Ancien Monde et au sein du groupe *Rhizomops* se produirait assez tôt une première radiation, dont serait issu le genre *Mormopterus*. Cette première diversification pourrait se produire au cours de l'Oligocène inférieur ou moyen: une espèce fossile, « *Tadarida* » *stehlini*, représenterait le groupe *Mormopterus* en Europe dès la fin de l'Oligocène. Ce genre *Mormopterus* aurait alors une dynamique d'expansion et tendrait à occuper toutes les régions du globe où les conditions climatiques lui sont favorables (Fig. 18a). Son arrivée sur le continent américain se produirait à la faveur de cette expansion: cela correspondrait à une première vague d'immigration des chiroptères vers l'Amérique du Sud, qui comprendrait, outre les Molossidae, les Emballonuridae et les ancêtres des Phyllostomatidae [14]. Une deuxième arrivée se réaliserait peu de temps après, avec en particulier le genre *Rhizomops* (Fig. 18b). Une immigration simultanée avec les *Mormopterus* aurait inhibé la radiation de ces derniers. Cet argument est développé plus loin.

L'arrivée des Molossidae au cours de l'Oligocène (ou le tout début du Miocène) est corroborée par la présence au Brésil du molossidé fossile attesté, « *Tadarida* » *faustoi* (PAULA COUTO 1956; PAULA COUTO et MEZZALIRA 1971).

---

[14] L'extension de l'aire familiale à l'Amérique tropicale, de même que la radiation du groupe propre à ce continent, apparaissent comme des phénomènes relativement récents, d'âge paléogène tardif ou même néogène. D'une part, les chiroptères manquent presque totalement dans la documentation disponible pour le Tertiaire ancien d'Amérique du Sud. D'autre part, le caractère explosif et très étendu de la radiation adaptative d'une seule famille, les Phyllostomatidae, suggère ici un état longuement vacant des niches écologiques habituellement occupées par les chiroptères (LEGENDRE 1980).

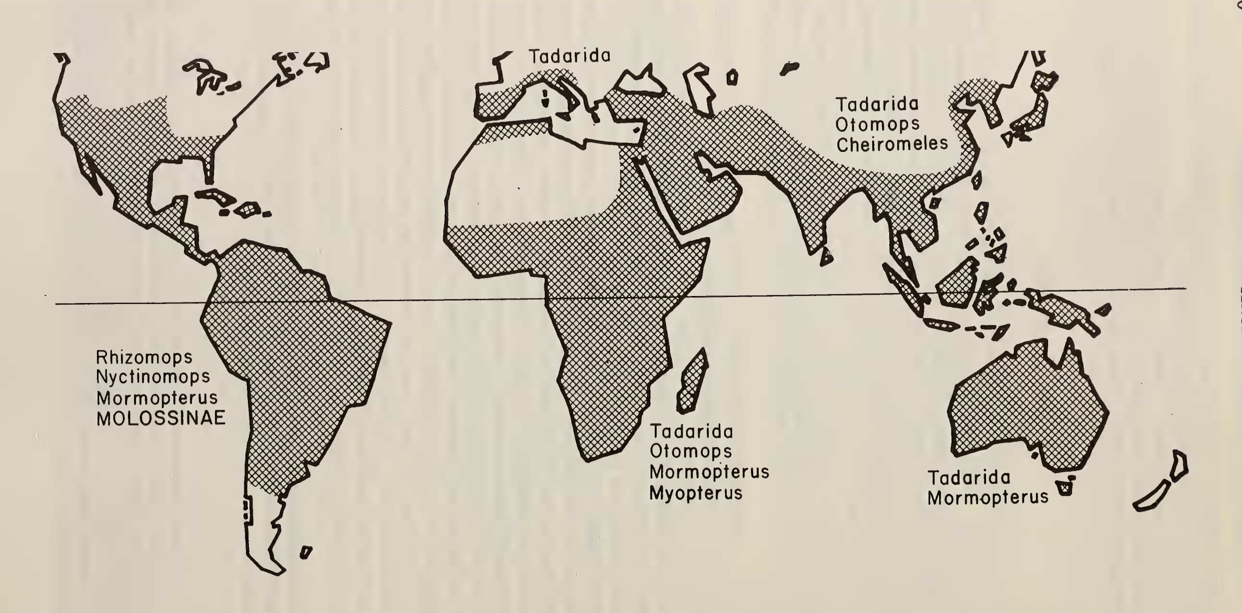


FIG. 17.

Répartition actuelle de la famille des Molossidae (d'après KOOPMAN et COCKRUM 1967).

En Amérique du Sud se produirait alors la radiation des Molossidae: d'une part la différenciation, puis la diversification de *Nyctinomops* s'effectuerait à partir d'une souche de type *Rhizomops*. D'autre part, sans qu'une origine certaine puisse leur être assignée, les Molossinae réalisent une diversification générique importante, de même type que ce qui est observé chez les Emballonuridae néotropicaux. Ce phénomène aurait pu aboutir par effet de compétition [15] à une restriction de l'aire de répartition des *Mormopterus* à des zones refuges; ceux-ci sont en effet actuellement confinés dans certaines îles des Antilles et ponctuellement en altitude au Pérou.

Rhizomops, bien que primitif mais sans doute plus grégaire et plus ubiquiste dans ses facultés adaptatives, a pu persister, et même étendre son aire de répartition à toute la zone occupée par les Molossidae dans le Nouveau Monde. Ce genre n'aurait pas eu de radiation dans le continent américain, puisqu'il y est représenté actuellement par une seule espèce. Mais l'étendue géographique de sa répartition permet de reconnaître chez cette espèce un très grand nombre de sous-espèces.

Tout comme dans le Nouveau Monde, une radiation se produit dans l'Ancien Monde, plus spécialement en Afrique. Celle-ci n'a pas le caractère explosif qu'a dû revêtir celle observée sur le continent américain: elle est plus lente et moins diversifiée au niveau générique.

Tout d'abord, c'est l'apparition du genre *Tadarida*, au sens strict, à partir de la souche *Rhizomops*. Ensuite, issu de *Tadarida*, c'est *Chaerephon*, duquel dérive ensuite *Mops* qui se diversifie. *Otomops* est individualisé assez tôt, et trouve son origine soit dans *Rhizomops*, soit dans les formes les plus primitives de *Tadarida*; au niveau de la morphologie crânienne, il connaît dans l'Ancien Monde une évolution parallèle à celle du *Nyctinomops* néotropical.

Cette mise en place de la faune de Molossidae en Afrique, avec des formes mieux adaptées que *Mormopterus*, entraîne également, d'une façon parallèle à ce qui se passe en Amérique du Sud, une restriction de l'aire occupée par ce genre. Il ne persiste que dans des zones refuges où les autres Molossidae sont plus rares, Madagascar et les îles orientales de l'Océan Indien (Comores, Seychelles, Mascareignes, et îles adjacentes). A une période vraisemblablement récente, une espèce, *Mormopterus acetabulosus*, est sans doute revenue sur le continent africain depuis cette zone marginale. *Platymops* et *Sauromys* font exception à ce phénomène: ces deux groupes, sans se diversifier, ont sans doute pu persister sur le continent africain grâce au degré atteint dans le niveau de spécialisation, limitant ainsi la concurrence et la compétition avec les autres Molossidae.

La disparition de l'Ancien Monde du genre *Rhizomops* a deux explications possibles:

— La compétition avec les autres Molossidae, plus évolués, aurait entraîné une extinction de ce phylum. Cette explication est problématique, car on constate qu'au Nouveau Monde cette lignée a persisté malgré une radiation importante de la famille;

— dans l'Ancien Monde, *Rhizomops* aurait évolué et se serait transformé graduellement en *Tadarida* (gradualisme phylétique jamais constaté en paléontologie des chiroptères), et dans ce cas là, des espèces comme *T. teniotis* ou *T. aegyptiaca* pour-

---

[15] Le degré de spécialisation atteint par les molossidés seul parmi les chiroptères dans la structure de l'aile (VAUGHAN 1966), donc dans leur type de vol et sans doute de chasse, incite à considérer les effets de la compétition intra-familiale comme prépondérants sur ceux de la compétition avec les autres familles dans l'évolution de ce groupe de chauves-souris.

raient représenter les descendants peu modifiés de *Rhizomops* ancestraux. Cette hypothèse, bien que séduisante, ne pourra être confirmée que par une connaissance précise des faunes de Molossidae fossiles. Une lignée européenne « *T.* » *stehlini* — « *T.* » *helvetica*, datée de la fin de l'Oligocène au Miocène moyen, est désormais à exclure résolument de ce groupe, et doit être rapprochée de *Mormopterus*. Quant à d'autres fossiles cités dans la littérature, ils sont trop fragmentaires ou encore trop peu étudiés pour permettre de les situer actuellement dans un cadre systématique précis.

De fait, dans l'état de nos connaissances, aucune raison directe ne permet de trancher en faveur de l'une ou l'autre de ces hypothèses.

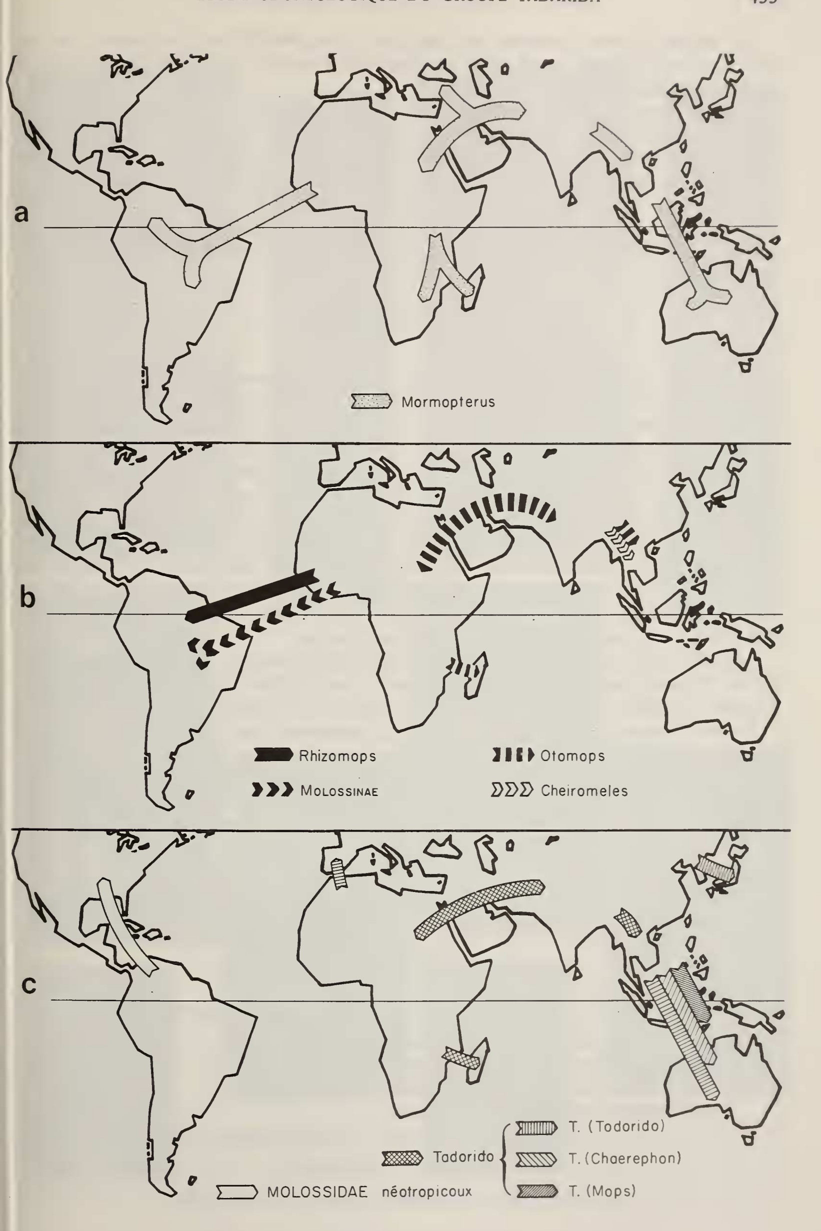
La région australienne aurait été atteinte assez tôt par les *Mormopterus*, lors de l'expansion géographique de ce genre. L'isolement relatif des formes d'Australie, ainsi que le faible nombre d'espèces de Molossidae pour cette région, semblerait pouvoir être mis en relation avec une évolution endémique ayant abouti à *Micronomus*. L'absence de représentant de *Mormopterus* dans la région indo-malaise (à l'exception de *M. doriae* présent à Sumatra) serait également due à une disparition secondaire de ce groupe, remplassé par *Tadarida* et *Cheiromeles* (Fig. 18).

Le genre *Tadarida* ne semble pas avoir occupé les régions indo-malaise et australienne dès le moment de sa différenciation. Il paraît plutôt y avoir eu dans ce domaine des peuplements successifs à partir des zones européennes ou africaines: *Tadarida* s. s. apparaît comme le pionnier du genre et il occupe toutes les régions orientales jusqu'à l'Australie et le Japon. Par la suite arriverait par l'Ouest *Chaerephon*, qui atteint également l'Australie sans pour autant s'étendre jusqu'au Sud de ce continent. *Mops* enfin arriverait plus tardivement et ne dépasse pas vers le Sud les îles de Sumatra, de Bornéo et des Célèbes: il est absent d'Australie (Fig. 18c). Aucun de ces sous-genres ne se diversifie en Asie comme cela se passe en Afrique.

Pour chacun des groupes de *Tadarida*, il faut noter l'existence dans la péninsule malaise et la région australienne de formes particulières qui se distinguent des espèces africaines par une morphologie dentaire sensiblement plus évoluée: ainsi *T. (M.) mops* et *T. (M.) sarasinorum* caractérisés par l'absence de P2/, *T. (C.) jobensis* aux molaires supérieures qui se rapprochent de celles de *Mops*, *T. (T.) australis* dont la P2/ tend à être linguale. Il semble que le petit nombre d'espèces de Molossidae dans les régions orientales ait limité les effets d'une compétition intra-familiale. De ce fait, une spécialisation des formes locales se réalise, alors qu'elle reste limitée en Afrique: le grand nombre de taxons aurait maintenu ces espèces africaines dans un cadre évolutif plus limité, avec des contraintes plus strictes au niveau d'une spécialisation morphologique.

Fig. 18.

Episodes successifs de la dynamique de peuplement chez les Molossidae. Les phases migratoires sont prises dans leur chronologie relative, sans présomption d'âge absolu, ni de leur simultanéité, ni des paléogéographies réellement impliquées. a — 1re phase: expansion et diversification du genre *Mormopterus*; b — 2e phase: deuxième migration vers l'Amérique du Sud. Extension de *Cheiromeles* et *Otomops* dans l'Ancien Monde. c — 3e phase: extension des Molossidae néotropicaux vers l'Amérique du Nord. Peuplement et diversification du genre *Tadarida*: dans la région indo-australienne, la longueur des flèches indique ici la succession et le niveau de pénétration de chacun des sous-genres.


a
Mormopterus
b
Rhizomops
Otomops
MOLOSSINAE
Cheiromeles
c
T. (Tadarida)
Tadarida
T. (Chaerephon)
T. (Mops)
MOLOSSIDAE néotropicaux

Il est par ailleurs intéressant de noter que le plus modifié des Molossidae par son aspect extérieur et par sa denture, le genre *Cheiromeles*, occupe ces régions, de la péninsule malaise aux Célèbes.

Pour résumer, il semble bien que l'on ait eu un premier peuplement de toutes les régions chaudes par les *Mormopterus*. Ceux-ci ont ensuite été relégués dans des zones refuges par le jeu de la compétition intra-familiale qui a joué lors de la radiation des Molossinae et de *Nyctinomops* en Amérique, et des Tadaridinae dans l'Ancien Monde. Ceci fournit une stimulante hypothèse d'explication, par la restriction d'une aire de répartition, de la présence de représentants d'un même genre *Mormopterus* en Australie, à Madagascar en Afrique du Sud et de l'Est, à Cuba et dans les zones d'altitude du Pérou.

8. CONCLUSIONS

L'objectif premier de ce travail était de recourir pour la révision d'un groupe actuel de chiroptères molossidés, celui du grand genre actuel *Tadarida* à la systématique extrêmement confuse, à une méthode (étude approfondie de la morphologie des dents) presque exclusivement pratiquée en paléontologie des mammifères et en tout cas poussée par la paléontologie seule à un degré élevé de détail et de finesse. Cette étude, conduite délibérément et à titre d'exemple sur les seuls actuels, doit rapidement permettre l'intégration taxonomique et l'interprétation phylogénique des formes fossiles (attribuées classiquement à ce taxon) sur des bases anatomiques plus clairement déterminées.

Cet objectif, atteint dans une certaine mesure par la redéfinition du groupe des *Tadarida*, s'est trouvé dépassé: de la clarification systématique obtenue par l'étude des dents, et soumises à l'appréciation du lecteur spécialiste, résultent des implications tant d'ordre phylogénique que d'ordre biogéographique.

En effet, aucun schéma sur l'évolution supra-spécifique de la famille des Molossidae n'a été proposé jusqu'ici, qui n'ait eu recours à des critères spéculatifs ou arbitraires. Fondée essentiellement sur l'examen de la denture, une hypothèse de cette évolution a pu être élaborée. Cette hypothèse reste satisfaisante, confrontée à la distribution dans le groupe des caractères morphologiques non dentaires. De plus, la répartition géographique actuelle de la famille, qui occupe l'Ancien et le Nouveau Monde tout en restant inféodée aux régions chaudes, soulevait les problèmes de la dispersion des Molossidae. Les propositions formulées au niveau de la systématique paraissent sim-

---

PLANCHE

Rhizomops brasiliensis, MNHN CG 1981-1226, ♀, Venezuela (Moulage).

A — Canine à M3/ supérieures droites, en vue occlusale
B — Rangée dentaire inférieure gauche, en vue occlusale
C — Canine et prémolaires supérieures droites, en vue labiale
D — Incisives supérieures, en vue labiale
E — Incisives, canines, prémolaires et M/1 inférieures gauches, en vue labiale

Les traits font 1 millimètre.

Les photographies stéréoscopiques sont de Jacques Martin.


A
B
C
D
E

plifier le travail explicatif de la biogéographie du groupe: cette simplification semble être un indice de la pertinence des regroupements taxonomiques proposés.

La confrontation des conjectures évolutives et biogéographiques aux propositions d'ordre systématique confère en retour à celles-ci une cohérence qui semble pouvoir correspondre à une réalité phylogénique.

Ces résultats au niveau systématique ne sont pas repris ici: ils sont livrés de façon synthétique dans le chapitre « Récapitulation de la Systématique ». La redéfinition de *Tadarida* s.l. a conduit à un nouveau découpage taxonomique de la famille des Molossidae en trois sous-familles: Tadaridinae, Molossinae et Cheiromelinae.

Rhizomops nov. gen. représente un type ancestral des Tadaridinae. Les genres *Mormopterus*, *Nyctinomops*, *Otomops* et *Tadarida* se différencient à partir d'une souche de type *Rhizomops*. Les genres *Mormopterus* et *Tadarida* réalisent une radiation au niveau sous-générique, avec d'une part *Micronomus*, *Platymops* et *Sauromys*, et d'autre part *Chaerephon* et *Mops*.

Les origines des Molossidae se situeraient dans une zone de l'Ancien Monde pouvant impliquer plus ou moins partiellement et solidairement l'Afrique, l'Asie, et l'Europe, dans ce que ces domaines pouvaient avoir de caractères tropicaux à l'époque considérée. Le peuplement du continent américain se ferait dans un premier temps par les *Mormopterus*, puis par *Rhizomops* nov. gen. et par les Molossinae, qui restreindraient *Mormopterus* à des zones refuges. Les Molossinae ont encore un genre africain, *Myopterus*, témoin relicte vraisemblable de l'origine dans l'Ancien Monde de cette sous-famille [16]. *Mormopterus* verrait également la restriction de sa répartition en Afrique et en Asie du fait de la radiation des Tadaridinae, avec principalement le genre *Tadarida*. Le sous-genre revalidé *Micronomus* aurait une évolution endémique en Australie. L'Asie serait peuplée par vagues successives par les *Tadarida* s. s., *Chaerephon* et *Mops*, ce dernier n'atteignant pas la région australienne.

Il est souhaité que la présente étude contribue à inciter les zoologistes, qui fournissent sur les chiroptères actuels des données morphologiques, anatomiques et systématiques, à utiliser et à donner des éléments iconographiques ou descriptifs précis sur la morphologie dentaire dans leurs publications.

9. REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer ma reconnaissance aux différentes personnes qui m'ont permis l'accès au matériel qui a servi de base à cette étude: F. Petter, pour le Muséum National d'Histoire Naturelle; J. E. Hill, pour le British Museum (Natural History), M. Archer et S. Hand, qui m'ont fait parvenir quelques spécimens d'Australie, et enfin H. Menu.

Je suis également redevable à V. Aellen de l'aide qu'il m'a apportée, de l'intérêt et du soutien qu'il a témoignés à la lecture du manuscrit.

Je voudrais enfin remercier tout particulièrement B. Sigé, qui est à l'origine de ce travail et qui l'a encouragé, suivi et critiqué.

---

[16] Certains groupes de mammifères néotropicaux (rongeurs caviomorphes et primates platyrrhiniens, par exemple) trouveraient en général leur origine directement sur le continent africain et pénétreraient l'Amérique du Sud au cours de migrations durant le Paléogène et le début du Néogène (Hoffstetter 1971; Reig 1981). Les chiroptères néotropicaux (Emballonuridae, Phyllostomatidae, Molossidae) ne transgresseraient pas cette hypothèse biogéographique de « migrations à sens unique » (Hoffstetter o.c.: 139).

10. RÉSUMÉ

L'étude de la morphologie dentaire des représentants actuels des chauves-souris du groupe *Tadarida* amène à le découper en quatre genres: *Rhizomops* nov. gen., *Nyctinomops*, *Tadarida* (incluant les sous-genres *Chaerephon* et *Mops*) et *Mormopterus* (incluant les sous-genres *Platymops*, *Sauromys* et *Micronomus* revalidé dans ce travail). Ces genres sont regroupés avec *Otomops* dans les Tadaridinae nov. subfam., par opposition aux Molossinae nov. subfam. et aux Cheiromelinae nov. subfam.

La clarification systématique, apportée par une approche odontologique de tradition paléontologique, permet d'envisager les relations phylogéniques de ces types taxonomiques. Elle autorise également une reconstitution de l'histoire biogéographique de la famille des Molossidae, qui sont dispersés dans les régions chaudes de l'Ancien et du Nouveau Monde.

11. ANNEXE

Les spécimens qui ont été directement utilisés dans cette étude proviennent des collections du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (MNHN), de l'Université de Paris VI (Paris VI), du British Museum (Natural History) de Londres (BMNH), du Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation, Division of Wildlife Research de Canberra (CSIRO), de l'Université de Montpellier II (UM) et de la Collection personnelle de Mr. H. Menu (CM).

Du fait de l'absence d'indication sur les étiquettes, le sexe de certains des individus, dont la liste suit, n'est pas précisé.

Mormopterus acetabulosus :

— MNHN CG 1981-304, La Réunion (Moulage).
— MNHN CG 1981-306, La Réunion (Moulage).

Mormopterus jugularis :

— MNHN CG 1954-?, Madagascar (Moulage).
— BMNH 82.3.1.31, Madagascar (Moulage), ♂.

Mormopterus kalinowskii :

— BMNH 97.10.3.29, Pérou (Moulage).
— BMNH 97.10.3.31, Pérou (Moulage), ♀.

Mormopterus (Micronomus) beccarii :

— BMNH 10.7.25.18, île Amboine (Moulage), ♀.
— BMNH 11.11.11.20, Nouvelle Guinée (Moulage), ♀.

Mormopterus (Micronomus) loriae :

— BMNH 8.8.8.19, Queensland, Australie (Moulage), ♂.
— BMNH 97.8.7.32, Nouvelle Guinée (Moulage), ♂.
— BMNH 69.333, Nouvelle Guinée (Moulage).
— CM sans numéro, Australie, ♀.

Mormopterus (Micronomus) norfolkensis :

— BMNH 64.8.14.1, New South Wales, Australie (Moulage).

Mormopterus (Micronomus) planiceps :
— BMNH 6.8.1.49, SW Australie (Moulage), ♂.
— BMNH 6.8.1.51, SW Australie (Moulage), ♀.
— CM sans numéro, Australie, ♂.

Mormopterus (Platymops) setiger :
— BMNH 72.4470, Ethiopie (Moulage), ♂.

Mormopterus (Sauromys) petrophilus :
— BMNH 73.522, Namibie (Moulage), ♂.

Nyctinomops aurispinosus :
— BMNH 69.1264, Mexique (Moulage), ♂.

Nyctinomops femorosaccus :
— BMNH 61.1624, Arizona, U.S.A. (Moulage), ♀.

Nyctinomops laticaudatus :
— BMNH 4.5.7.10, Vénézuéla (Moulage), ♀.
— BMNH 69.1265, Mexique (Moulage), ♀.

Nyctinomops macrotis :
— BMNH 20.7.14.33, Rio Xingu (Moulage), ♂.

Rhizomops brasiliensis :
— MHNH CG 1962-2644, Mexique (Moulage).
— MNHN CG 1981-1226, Vénézuéla (Moulage), ♀.
— Paris VI CE 16, Mexique, ♀.
— BMNH 3.10.3.13, Bahamas (Moulage), ♀.
— BMNH 4.1.7.3, Chili (Moulage), ♂.
— BMNH 7.1.1.619, Jamaïque (Moulage), ♀.
— BMNH 78.1072, Oklahoma, U.S.A. (Moulage), ♀.
— UM CHI 169-092, Brésil, ♂.
— UM CHI 169-097, Brésil, ♀.
— UM CHI 169-098, Brésil, ♀.
— UM CHI 169-099, Brésil, ♀.
— UM CHI 169-100, Brésil, ♂.
— UM CHI 169-101, Brésil, ♀.
— UM CHI 169-102, Brésil, ♂.

Tadarida aegyptiaca :
— BMNH 3.6.3.4, Egypte (Moulage).
— BMNH 23.1.1.34, Soudan (Moulage), ♀.
— BMNH 55.1073, Rhodésie (Moulage), ♂.
— BMNH 75.2667, Kenya (Moulage), ♂.

Tadarida australis :
— BMNH 73.1306, centre Australie (Moulage), ♀.
— UM CHI 169-036, New South Wales, Australie.

Tadarida fulminans :
— BMNH 51.395, Kenya (Moulage), ♂.

Tadarida kuboriensis :
— CSIRO CM 2087, Nouvelle Guinée (Moulage), ♂.

Tadarida lobata :
— BMNH 70.727, Kenya (Moulage), ♂.

Tadarida teniotis :
— Paris VI CE 48, Italie.
— BMNH 97.11.10.2, Iran (Moulage).
— BMNH 63.1584, Maroc (Moulage), ♀.

Tadarida ventralis :
— BMNH 75.2657, Kenya (Moulage), ♂.

Tadarida (Chaerephon) aloysiisabaudiae :
— MNHN sans numéro, Gabon (Moulage), ♂. (Type de *T. cyclotis* BROSSET).

Tadarida (Chaerephon) ansorgei :
— BMNH 71.2457, Ethiopie (Moulage), ♀.

Tadarida (Chaerephon) bemmeleni :
— BMNH 51.394, ? (Moulage).

Tadarida (Chaerephon) bivittata :
— BMNH 68.249, Zambie (Moulage), ♂.

Tadarida (Chaerephon) chapini :
— BMNH 52.1505, Rhodésie (Moulage).
— BMNH 52.1506, Rhodésie (Moulage).

Tadarida (Chaerephon) jobensis :
— BMNH 7.1.4.9, Australie (Moulage), ♂.

Tadarida (Chaerephon) johorensis :
— BMNH 73.633, Malaisie (Moulage), ♀.
— BMNH 73,634, Malaisie (Moulage), ♀.
— BMNH 73.638, Malaisie (Moulage), ♂.

Tadarida (Chaerephon) major :
— BMNH 64.1830, Tanzanie (Moulage), ♂.
— BMNH 64.1832, Tanzanie (Moulage), ♀.

Tadarida (Chaerephon) nigeriae :
— BMNH 70.507, Ethiopie (Moulage), ♂.

Tadarida (Chaerephon) plicata :
— MNHN CG 1911-782, Vietnam (Moulage).
— MNHN CG 1962-2651 B, Cambodge (Moulage).
— BMNH 9.1.5.508, Java (Moulage), ♀.

Tadarida (Chaerephon) pumila :
— MNHN sans numéro, Madagascar (Moulage).
— MNHN CG 1962-1090, Tchad (Moulage).
— Paris VI CE 45, Cameroun.
— BMNH 24.1.1.65, Tanganika (Moulage), ♂.
— BMNH 64.1911, Tanzanie (Moulage), ♀.
— BMNH 70.2507, Congo (Moulage), ♀.

Tadarida (Mops) condylura :

— MNHN CG 1947-309, Madagascar (Moulage).
— MNHN CG 1957-132, Katanga (Moulage).
— MNHN CG 1960-83, Sénégal (Moulage).
— BMNH 66.2430, Malawi (Moulage), ♀.

Tadarida (Mops) congica :

— BMNH 71.877, Ghana (Moulage), ♂.

Tadarida (Mops) demonstrator :

— BMNH 8.4.2.5, Soudan ? (Moulage), ♀.

Tadarida (Mops) leonis :

— BMNH 72.194, Ghana (Moulage), ♀.

Tadarida (Mops) midas :

— MNHN CG 1960-84, Sénégal (Moulage).
— BMNH 22.12.17.91, Nyasa (Moulage), ♂.
— BMNH 99.11.3.6, Madagascar (Moulage), ♂.

Tadarida (Mops) mops :

BNMH 67.4.12.366, Malaisie (Moulage), ♀.
— BMNH 60.1597, Malaisie (Moulage).

Tadarida (Mops) nanula :

— BMNH 72.4469, Ethiopie (Moulage), ♂.

Tadarida (Mops) niveiventer :

— MNHN CG 1957-133, Congo (Moulage).
— BMNH 37.1.4.16, Rhodésie (Moulage), ♀.

Tadarida (Mops) spurrelli :

— BMNH 11.6.2.30, Côte d'Ivoire (Moulage), ♂.
(Topotype de *Xiphonycteris spurrelli*).

Tadarida (Mops) thersites :

— BMNH 26.11.1.33, Congo (Moulage), ♂.

Tadarida (Mops) trevori :

— BMNH 64.195, Ouganda (Moulage), ♀.

12. LITTÉRATURE

AELLEN, V. 1966. Notes sur *Tadarida teniotis* (Raf.) (Mammalia, Chiroptera). I — Systématique, paléontologie et peuplement, répartition géographique. *Rev. suisse Zool.* 73: 119-159.

ALLEN, G. M. 1939. Bats. *Dover, New York.*

BLAINVILLE, H. M. DUCROTAY DE. 1857. Recherches sur l'ancienneté des cheiroptères ou des animaux de la famille des chauves-souris, à la surface de la terre, précédées de l'histoire de la science à leur sujet, des principes de leur classification et de leur distribution géographique. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci., Paris* (5): 807-822. (Cité par LYON 1914).

DOBSON, G. E. 1874. (Titre non connu). *J. Asiat. Soc. Beng.* 43: 144.

— 1878. Catalogue of the Chiroptera in the collection of the British Museum. *Brit. Mus., Londres.*

ELLERMANN, J. R. et T. C. S. MORRISON-SCOTT. 1951. Checklist of palaearctic and Indian mammals, 1758 to 1946. *Brit. Mus. (Nat. Hist.), Londres.*

ELLERMANN, J. R., T. C. S. MORRISON-SCOTT et R. W. HAYMAN. 1953. Southern African mammals, 1758 to 1951: a reclassification. *Brit. Mus. (Nat. Hist.), Londres* 1953.

EL-RAYAH, M. A. 1981. A new species of bat of the genus *Tadarida* (Family Molossidae) from West Africa. *Occ. Pap., Ont. Mus. Zool.* (36): 1-12.

ENGESSER, B. 1972. Die obermiozäne Säugetierfauna von Anwil (Baselland). *Tätber. naturf. Ges. Baselland* 28: 37-363.

FREEMAN, P. W. 1981. A multivariate study of the family Molossidae (Mammalia: Chiroptera): morphology, ecology, evolution. *Fieldiana Zool.*, (7): 1-173.

GEOFFROY, E. 1818. Description de l'Egypte. Histoire naturelle. Description des mammifères qui se trouvent en Egypte 2, 99-135.

GERVAIS, P. 1856. Documents zoologiques pour servir à la monographie des chéiroptères sud-américains, *in* Mammifères. *In* Expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro à Lima au Parà, exécutée par ordre du gouvernement français pendant les années 1843 à 1847, sous la direction du Comte Francis de Castelnau. *Paris 7* (Zool.), 25-88.

GRAY, J. E. 1866. Synopsis of the genera of Vespertilionidae and Noctilionidae. *Ann. Mag. nat. Hist.* Ser. 3, 17: 89-93. (Cité par LYON 1914).

HANDLEY, C. O., Jr. 1956. A new species of free-tailed bat (genus *Mormopterus*) from Peru. *Proc. biol. Soc. Wash.* 69: 197-202.

HARRISON, D. L. 1975. A new species of African free-tailed bat (Mammalia: Molossidae) obtained by the Zaire River Expedition. *Mammalia* 39: 313-318.

HAYMAN, R. W. et J. E. HILL. 1971. Part. 2: Chiroptera, *in* MEESTER J. et H. W. SETZER (Eds)· The mammals of Africa. An identification manual. *Smithsonian Institution Press, Washington.*

HILL, J. E. 1961. Indo-Australian bats of the genus *Tadarida. Mammalia* 25: 20-56.

HOFFSTETTER, R. 1971. Le peuplement mammalien de l'Amérique du Sud. Rôle des continents austraux comme centres d'origine, de diversification et de dispersion pour certains groupes mammaliens. *Acad. brasil. Ciénc., An.*, 43. Suppl., 125-144.

JEPSEN, G. L. 1966. Early Eocene bat from Wyoming. *Science* 154, p. 1333-1339.

KINGDON, J. 1974. East African mammals. Vol. 2, part A: insectivores and bats. *Acad. Press, Londres et New York.*

KOCK, D. 1975. Ein Originalexemplar von *Nyctinomus ventralis* HEUGLIN 1861 (Mammalia: Chiroptera: Molossidae). *Stuttg. Beitr. Naturk.*, Ser. A, (272), 1-9.

KOOPMAN, K. F. 1975. Bats of the Sudan. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.* (154), 355-443.

KOOPMAN, K. F. and E. L. COCKRUM. 1967. 6-Bats, *in* ANDERSON, S. et J. KNOX JONES, Jr. (Eds.), Recent mammals of the world: a synopsis of families, 109-150. *Ronald Press, New York.*

LEGENDRE, S. 1980. Un chiroptère emballonuridé dans le Néogène d'Europe occidentale; considérations paléobiogéographiques. *Géobios*, Lyon 13, 839-847.

— 1982. Etude anatomique de *Tadarida helvetica* (Chiroptera, Molossidae) du gisement burdigalien de Port-la-Nouvelle (Aude): denture et squelette appendiculaire. *Zool. Jb. Anat.* 108, 263-292.

LEGENDRE, S. et B. SIGÉ. 1984. La place du « Vespertilion de Montmartre » dans l'histoire des chiroptères molossidés. Symposium paléontologique Georges Cuvier, Montbéliard Oct. 1982 (sous presse).

LESSON, R.-P. 1842. Nouveau tableau du règne animal. Mammifères. *Paris.*

LYON, M. W., Jr. 1914. *Tadarida* RAFINESQUE versus *Nyctinomus* GEOFFROY. *Proc. biol. Soc. Wash.* 27, 217-218.

MENU, H. et B. SIGÉ. 1971. Nyctalodonie et myotodontie, importants caractères de grades évolutifs chez les chiroptères entomophages. *C. r. hebd. Séanc. Acad. Sci. Paris*, (272), 1735-1738.

MILLER, G. S., Jr. 1899. Description of three new free-tailed bats. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.* 12, 173-181.

— 1902. Twenty new American bats. *Proc. Acad. nat. Sci. Philad.* 54, 389-412.

— 1907. The families and genera of bats. *Bull. U. S. natn. Mus.* (57), 1-282.

PAULA COUTO, C. DE, 1956. Une chauve-souris fossile des argiles feuilletées pléistocène de Tremembé, Etat de Sao Paulo (Brésil). *Actes* 4[e] *Congr. Internat. Quat.* 1953, 343-347.

PAULA COUTO, C. DE et S. MEZZALIRA. 1971. Nova conceituaçao geocronologica de Tremembé, Estado de Sao Paulo, Brasil. *Acad. Brasil. Ciénc., An.*, 43 Suppl., 473-488.

PETERS, W. 1865. Über die brasilianischen, von Spix beschriebenen Flederthiere. *Mber. dt. Akad. Wiss. Berl.*, 568-588.

— 1881. Über die Chiropterengattung *Mormopterus* und die dahin gehörigen Arten. *Mber. dt. Akad. Wiss. Berl.*, 482-485.

PETERSON, R. L. 1965. A review of the flat-headed bats of the family Molossidae from South America and Africa. *Contr. Life. Sci. Div. R. Ont. Mus.* (64): 1-32.

PETERSON, R. L. 1972. Systematic status of the African molossid bats *Tadarida congica*, *T. niangarae* and *T. trevori*. *Contr. Life Sci. Div. R. Ont. Mus.* (85): 1-32.

RAFINESQUE, C. S. 1814. Précis des découvertes somiologiques ou zoologiques et botaniques. *Palerme.*

REIG, O. A. 1981. Theoria del origen y desarrollo de la fauna de mamiferos de America del Sur. *Monographiae Naturae n° 1, Mar del Plata.*

REVILLIOD, P. 1920. Contribution à l'étude des chiroptères des terrains tertiaires. 2[e] partie. *Mém. Soc. paléont. suisse* 44: 63-129.

ROBERTS, A. 1917. Descriptions of two new species of a new subgenus of bats and a new species of molerats. *Ann. Transv. Mus.* 6: 4-6.

ROSEVEAR, D. R. 1965. The bats of West Africa. *Brit. Mus. (Nat. Hist.), Londres.*

RUSSELL, D. E. et B. SIGÉ. 1970. Révision des chiroptères lutétiens de Messel (Hesse, Allemagne). *Palaeovertebrata* 3: 83-182.

SIMPSON, G. G. 1945. The principles of classification and a classification of mammals. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.*, 85: 1-350.

— 1961. Principles of animal taxonomy. *Columbia Univ. Press, New York.*

SMITH, J. D. and G. STORCH. 1981. New Middle Eocene bats from "Grube Messel" near Darmstadt, W-Germany (Mammalia: Chiroptera). *Senckenberg. biol.* 61: 153-167.

SZALAY, F. S. 1969. Mixodectidae, Microsyopidae, and the insectivore-primate transition. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.* (140): 193-330.

TATE, G. H. H. 1952. Mammals of Cape York Peninsula, with notes on the occurrence of rain forest in Queensland. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.* (98): 563-616.

TROUGHTON, E. 1943. Furred animals of Australia (2[e] Edition). *Angus et Robertson, Sydney, Londres.*

VAN VALEN, L. 1966. Deltatheridia, a new order of mammals. *Bull. Amer. Mus. nat. Hist.* (132): 1-125.

VAUGHAN, T. A. 1966. Morphology and flight characteristics of molossid bats. *J. Mammals* 47: 249-260.

WALKER, E. P. 1968. Mammals of the world. Chiroptera. 1, 182-392 (2[e] Edition). *J. Hopkins Press, Baltimore.*
